ÜBER ABWEICHUNGEN BEI DER EIREIFUNG VON ASCARIS

INAUGURAL-DISSERTATION

VERFASST UND

DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER KGL. BAYR. JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT AM 23. JUNI 1914

ACAD. LAND. BAT. BIBL.

VON

BRUNO GEINITZ

AUS ROSTOCK

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1915

Referent: Professor Dr. Theodor Boveri.

(Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«, Bd. XIII, Heft 4.)

Über Abweichungen bei der Eireifung von Ascaris.

Von

Bruno Geinitz.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)

Mit Tafel XXXVIII—XL und einer Textfigur.

Einleitung.

Die außerordentlich umfangreiche cytologische Literatur über *Ascaris megalocephala* ist noch ständig im Wachsen begriffen. Einerseits bieten trotz der zahlreichen, zum Teil ausgezeichneten Untersuchungen die normalen Vorgänge vor allem der Geschlechtszellenreifung noch immer eine Reihe ungelöster Probleme, andererseits besitzt dieses merkwürdige Objekt neben all seinen sonstigen Vorzügen auch die interessante Eigenschaft, relativ häufig in größerem oder geringerem Grade Abnormitäten zu bilden. Neben den Beobachtungen über die Wirkungsweise experimenteller Eingriffe (Kältebehandlung, Sala, Centrifugieren, Boveri, Hogue, Radiumbestrahlung, P. Hertwig, Payne) hat gerade das Studium spontaner Abweichungen vom normalen Geschehen eine große Reihe interessanter Tatsachen zu Tage gefördert und zu wichtigen Folgerungen geführt. Ich erinnere nur an die zuerst von Boveri (1887/88) und später noch wiederholt (Boring 1910, Kautzsch 1913) beschriebenen Fälle abnormer Richtungskörperbildung, an die Rieseneier (zur Strassen 1898, 1906) und an die mehrfachen Angaben über »Heterochromosomen«.

In der vorliegenden Arbeit möchte ich nun ebenfalls über einige Abweichungen berichten, die ich bei der Eireifung von *Ascaris megalocephala* verfolgt habe. Die Arbeit zerfällt in zwei Teile. Der erste Teil beschäftigt sich mit abnormen Chromosomen der Reifungsteilungen, die hier nicht als Tetraden, sondern als Dyaden auftreten. Der zweite Teil bringt einen Beitrag zur Frage der Geschlechtschromosomen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen verdanke ich Herrn Geheimrat Boveri. Für das ständige Interesse und die vielen Ratschläge und Hinweise, mit denen er meine Arbeit geleitet und gefördert hat, möchte ich auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer meinen herzlichsten Dank sagen.

I. Teil.

Abnorme Chromosomen in den Reifungsteilungen einer Ascaris megalocephala bivalens (Dyaden).

Material und Methode.

Das Material, von dem in diesem Teil der Arbeit die Rede sein soll, stammt aus den Eiröhren einer *Ascaris megalocephala bivalens*, die Herr Geheimrat Boveri vor einigen Jahren fixiert hatte und mir freundlichst zur Verfügung stellte. Die Eiröhren waren in einer schwachen Alkohol-eisessig-Mischung fixiert (95 Teile 70%iger Alk. + 5 Teile Eisessig). Die Untersuchung wurde zum größeren Teil an ganzen Eiern, die mit Grenachers Boraxkarmin gefärbt waren, vorgenommen, zum andern Teil an Schnittserien von 10—20 μ Dicke, nach Färbung mit Heidenhayns Eisenhämatoxylin. Die erstere Methode verdient in diesem Falle unstreitig den Vorzug, da man hier stets sämtliche Chromatinelemente zugleich vor sich hat, und außerdem die Eier von allen Seiten beobachten kann. Denn durch vorsichtiges Verschieben des Deckglases bei nicht ganz festem Balsam kann man selbst unter starker Vergrößerung die Eier leicht in jede beliebige Lage drehen, wie dies ja schon vielfach geübt worden ist. Auch an ganz alten Präparaten kann man durch geringen Xylolzusatz an den Rand des Deckglases den festen Balsam in kurzer Zeit auf den gewünschten Grad der Zähflüssigkeit bringen.

Einleitung und Literatur.

In der Prophase der ersten Reifungsteilung erscheinen bei *Ascaris megalocephala bivalens* die zwei allbekannten Tetraden, jede aus vier kurzen dicken, meist etwa gleichlangen Stäbchen bestehend. Von sämtlichen Oocyten des untersuchten Wurmes zeigte indessen keine einzige dieses gewohnte typische Verhalten, sondern hier traten stets nur zweiteilige Elemente auf. Ich werde sie der Kürze halber als »Dyaden« bezeichnen, ohne damit zunächst über ihre Wertigkeit etwas aussagen zu wollen. Diese interessante Abnormität ist bisher aus der Oogenese noch nicht beschrieben worden.

In der *Ascaris*-Literatur fand ich nur eine einzige Angabe über eine ähnliche Erscheinung, und zwar in einer Arbeit von Tretjakoff (1905b) über die Spermatogenese von *Asc. meg.* Tretjakoff fand, daß in einigen Spermatocyten keine Tetraden gebildet wurden, sondern das Chromatin war hier auf eine Anzahl verschieden großer Körner verteilt, von denen die größten eine Längsspaltung aufwiesen. Meist verschmelzen diese Körner mehr und mehr und bildeten schließlich vier einmal längs ge-

spaltene Fäden. Deren Spalthälften werden in der ersten Teilung getrennt. Beim Auseinanderweichen verschmelzen die einzelnen Teile, zerfallen dann aber in den Spermatocyten II wieder, erst in größere Stücke, schließlich in feine Körner. Diese sollen dann wiederum verschmelzen und sich zu paarigen Parallelfäden anordnen, die in der zweiten Teilung geteilt werden, wenn sich auch hier keine so regelmäßigen Bilder ergaben wie bei der ersten Teilung. Die Spermatiden zeigen unregelmäßige Kernumrisse, und Tretjakoff fand Spermatozoen mit ähnlichen Kernen auch im Uterus eines Weibchens und glaubt, daß auch die von solchen Spermatozoen befruchteten Eier sich normal entwickelten.

Beschreibung.

Erste Reifungsteilung.

Schon in den Keimbläschen der noch unbefruchteten Oocyten sind zuweilen außer dem Nucleolus vier zweiteilige Elemente erkennbar (Taf. XXXVIII Fig. 1). Deutliche Bilder aber geben erst die Stadien vor und während der ersten Reifungsteilung.

In die erste Richtungsspindel treten in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vier Dyaden ein, Chromatinelemente, die aus zwei gleich langen, gleich dicken, durch einen weiten Zwischenraum getrennten, aber häufig durch achromatische Fäden verbundenen Teilen bestehen (Taf. XXXVIII Fig. 2—4, 7, 8). Ganz ohne Ausnahme zeigen diese vier Elemente einen sehr auffallenden Größenunterschied, indem stets zwei größere und zwei kleinere Dyaden vorhanden sind. Diese Differenz kann so erheblich sein, daß eine große Dyade etwa die doppelte Länge einer kleinen erreicht (Fig. 7, 8). Meist dürfte indessen ein Längenverhältnis von etwa 3 : 2 bestehen (Fig. 2—4). In der Dicke treten keine konstanten oder ungewöhnlichen Unterschiede auf. Die beiden großen und die beiden kleinen Dyaden zeigen unter sich meist nur geringe Größenunterschiede, sind aber doch fast nie gleich lang. Die beiden kleinen sind außerdem häufig recht verschieden gebaut (Fig. 7, 8). Die eine besteht aus zwei geraden parallelen Stäbchen, die meist etwas dicker und etwas feinkörniger sind als die übrigen; die Elemente der andern kleinen Dyade verlaufen meist mehr oder weniger gekrümmt und sind in ihrem mittleren Teil normal gebaut, enden aber an einer oder an beiden Seiten in einen dickeren homogen erscheinenden Chromatinknopf. Oft sind solche Unterschiede aber auch nicht vorhanden oder doch nicht deutlich (Fig. 2, 3).

Im allgemeinen aber erscheint die Struktur der Chromosomen lockerer als an normalen Tetraden. Nur an frühen Vorbereitungsstadien zur ersten Richtungsspindel findet man bei anderen Würmern ähnliche Bilder, wo

die Tetradenstäbchen noch viel länger und von lockererem Gefüge sind als später im Spindelstadium. Zuweilen ist das eine Ende einer Dyade aus zahlreichen kleinen Körnchen zusammengesetzt, während sich die andere Seite aus relativ wenigen größeren Körnern aufbaut (Fig. 3). Diese zeigen dann, wo sie deutlich ausgebildet sind, oft in den beiden Elementen der Dyaden eine schon häufig beschriebene ganz regelmäßige Anordnung, so daß jedem Korn des einen Fadens ein entsprechendes auf der anderen Seite gegenüber steht (Taf. XXXVIII Fig. 3, 5). Die Dicke der einzelnen Elemente entspricht ganz der eines normalen Tetradenstäbchens.

In der Form zeigen sich mancherlei Variationen. Die beiden Elemente der Dyaden hängen meist an einem Ende zusammen (Fig. 2—8). Oft vergrößert sich der Abstand zwischen beiden, so daß dann eine U-Form entsteht (Fig. 6). Der Zusammenhang an dem einen Ende kann sich auch ein Stück auf die Länge erstrecken, woraus sich dann Y-förmige Figuren ergeben (Fig. 2, 3). In seltenen Fällen treten auch die Enden an beiden Seiten in Kontakt, und es kommt so zur Bildung geschlossener Ringe (Fig. 5, 7). Der Verlauf der beiden Schenkel ist im allgemeinen parallel, doch kommen häufig Überschneidungen und Krümmungen vor (Fig. 4, 5, 7).

Nur selten fand ich in diesem Stadium mehr als vier Elemente. So kam es vor, daß statt einer großen Dyade zwei kleine von gleicher oder auch verschiedener Größe vorhanden waren. In Fig. 6, Taf. XXXVIII z. B., glaube ich, haben von den vier kleinen Dyaden ursprünglich zwei zusammengehört (vielleicht die beiden links unten gelegenen) und haben zusammen die zweite große Dyade gebildet. Möglicherweise sind in solchen Fällen die Chromatinelemente von vornherein in dieser abweichenden Zahl und Größe aus dem Ruhekern hervorgegangen. Meist glaube ich indessen, daß ein nachträgliches Zerbrechen stattgefunden hat. Fig. 4 zeigt gut die Entstehungsmöglichkeit solcher Fälle. Der eine Schenkel der einen großen Dyade ist in der Mitte durchgebrochen, und die Bruchstellen haben sich etwas von einander entfernt. Und es ist nun leicht denkbar, daß auch der andere Schenkel an der entsprechenden Stelle zerbrechen könnte, wodurch ein ähnliches Bild, wie es die Fig. 6 zeigt, entstehen würde.

Gelegentlich fand ich auch neben dem gewohnten Bestand noch ein kleines überzähliges, ebenfalls längs gespaltenes Element. In Fig. 5, Taf. XXXVIII stellt es sich als ein Gebilde dar, das man für eine kleine Tetrade halten könnte. Ich glaubte zuerst, da ich auch mit der im zweiten Teil zu besprechenden Frage der Geschlechtschromosomen beschäftigt war, ein elegantes Beispiel einer typischen »X-Tetrade« vor mir zu haben. Einer solchen Deutung steht auch meiner Meinung nach an und für sich nichts im Wege. Aber einerseits könnten so seltene Befunde —

ich sah ähnliche Bilder nur etwa dreimal — nicht viel beweisen, zumal ich sonst in diesem Material keine Spur von Heterochromosomen gefunden habe. Zum andern liegt, glaube ich, die Erklärung sehr nahe. Es handelt sich gar nicht um ein vierwertiges Element, sondern um ein abgebrochenes Stück einer Dyade, und zwar einer solchen, deren Endteil aus einzelnen größeren Körnern bestand, wie etwa das stumpfe Ende der größten Dyade in Fig. 3 und 5. Von jedem Schenkel der Dyade wäre gerade eine aus zwei Körnern bestehende Strecke abgebrochen. Und da nicht nur die Körner eines Fadens, sondern auch die beiden Schenkel untereinander oft achromatische Verbindungen besitzen, so erklärt sich die Erscheinung der »Tetrade« ganz gut. Auch hier ist indessen wiederum die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß das kleine Element von vornherein seine Selbständigkeit bewahrt hat. Es würde dann einer der »Mikrotetraden« entsprechen, wie sie Brauer (1893) und Sabaschnikoff (1897) beschrieben haben, an deren Abbildungen es in der Tat stark erinnert.

Auch in all den, wie schon gesagt, ziemlich seltenen Fällen, wo mehr als vier Elemente vorhanden waren, zeigte stets ein jedes eine deutliche Längsspaltung, genau wie die vier die Regel bildenden Dyaden.

In der ersten Reifungsteilung (Taf. XXXVIII Fig. 9) werden die bis dahin zusammenhängenden Elemente der Dyaden getrennt, so daß beim normalen Verlauf in den ersten Richtungskörper wie in die Oocyte II je zwei längere und zwei kürzere einzelne Stäbchen gelangen. Die Telophase der I. Teilung und die Abschnürung des ersten Richtungskörpers sind sehr selten zu beobachten und geben auch dann fast nie klare Bilder, da das Chromatin sich auf diesen Stadien stets eng zusammendrängt und durcheinander krümmt. So ist auch der Inhalt des ersten Richtungskörpers fast nie genau analysierbar. Taf. XXXVIII Fig. 10 zeigt eines der wenigen Bilder, wo dennoch die Verhältnisse klar zu erkennen sind. Die einen Spalthälften der vier Dyaden liegen in der Tiefe in dem eben abgeschnürten ersten Richtungskörper, die andern in der Oocyte II.

Die erste Richtungsspindel nimmt zuweilen statt ihrer normalen radialen eine paratangentiale Stellung ein, wie dies zuerst Boveri (1887) beschrieben hat. Es kommt wohl zu einer Chromosomenteilung, nicht aber zur Abschnürung eines ersten Richtungskörpers, und wir sehen daher die ganze Chromatinmenge in die zweite Richtungsspindel eintreten. Solche Fälle waren in dem vorliegenden Material ziemlich häufig. Taf. XXXVIII Fig. 11 zeigt ein solches Bild, und zwar eins von den wenigen, wo keines der Stäbchen weiter zerbrochen ist, sondern nur die Dyaden (bis auf eine) in ihre Hälften zerlegt sind, wie es in unserem Fall der ersten Reifungsteilung entspricht.

Zweite Reifungsteilung.

In der normalen II. Richtungsspindel finden wir also vier Elemente, die Hälften der vier Dyaden, deren charakteristische Größen- und Strukturdifferenzen oft noch ganz deutlich sind (Taf. XXXVIII Fig. 12, 13). Fig. 12 z. B. könnte direkt als II. Teilung des gleichen Objekts aufgefaßt werden, das in Fig. 8 abgebildet ist. Ich habe mit Ziffern die einander entsprechenden Elemente bezeichnet. Die vier Elemente sollen nun als solche, d. h. ungeteilt, auf den II. Richtungskörper und das reife Ei gleichmäßig verteilt werden. In seltenen Fällen wird dies auch erreicht. Eizelle und Richtungskörper erhalten dann je ein langes und ein kurzes Stäbchen. Dies ist in Fig. 20, Taf. XXXVIII zu sehen, wo oben der I. Richtungskörper liegt und von den vier Stäbchen der Oocyte II ein langes und ein kurzes im Begriff sind, im II. Richtungskörper ausgestoßen zu werden. In dem Vorkernstadium findet man gelegentlich Zellen mit zwei weiblichen Vorkernen von auffallend verschiedener Größe. Taf. XXXVIII Fig. 21 zeigt ein solches Bild. Der große unten gelegene Vorkern ist der männliche. Die Richtungskörper lagen an dem oberen Rande. Es liegt nahe, solche Bilder auf die besprochenen Fälle zurückzuführen, wo zwei sehr ungleiche Chromosomen dem reifen Ei verblieben, und hier dann jedes selbständig zur Bildung eines Kernbläschens überging. Allerdings ist der Unterschied der beiden Kernbläschen in Fig. 21 so groß, daß das kleinere vielleicht eher auf ein kurzes abgebrochenes Chromosomenstück zu beziehen ist.

Abnormes.

Das im Vorstehenden beschriebene Verhalten darf unter der Voraussetzung der generellen Abnormität unseres Objekts, der Dyadenbildung, um es kurz zu bezeichnen, als normal gelten. Denn es führt zu einer regelrechten, gleichmäßigen Verteilung des Chromatins auf Richtungskörper und Eizelle. Nun finden sich aber neben den Oocyten dieses Typus stets auch solche, die noch in höherem Grade abnorm sind, und zwar umso mehr, je weiter ihre Entwicklung vorgeschritten ist.

Das Chromatin zeigt nämlich eine ausgesprochene Neigung zum Zerbrechen, was bei dem lockeren Gefüge und dem nicht selten gebogenen und geknickten Verlauf der Stäbchen einigermaßen verständlich wird. Schon während der ersten Teilung sahen wir gelegentlich solche Zerreißungen auftreten. In der II. Teilung nehmen sie indessen erheblich zu. Hier zeigt sogar die Mehrzahl der Fälle eine Fragmentierung eines oder einiger Chromosomen. So glaube ich, daß das kleine Element der Fig. 16 und 18 Taf. XXXVIII und die beiden kleinen der Fig. 15, Taf. XXXVIII wohl von einem der großen Chromosomen abgebrochen sind, während

Fig. 16 wohl ein Folgestadium eines der Fälle darstellt, wo schon in der ersten Teilung eine große Dyade in zwei etwa gleich große Teile zerbrochen war, deren Hälften nunmehr in den beiden gebogenen Elementen vorliegen.

Hierzu kommt noch als weiteres die Unordnung förderndes Moment eine unregelmäßige Verteilung des Chromatins bei der Richtungskörperbildung, was ebenfalls ein Grund für die starke Zunahme der abnormen Fälle im Verlauf der Reifungsperiode ist. Zuweilen ist schon die erste Teilung ungleich. Man findet dann in der II. Richtungsspindel zu viel oder zu wenig Elemente, zum Teil noch ungeteilte Dyaden. Immerhin sind dies Ausnahmen, und meistens verläuft die erste Teilung normal.

Mit der zweiten Teilung verhält es sich umgekehrt. Hier ist das oben beschriebene normale Verhalten relativ selten, die meisten Oocyten zeigen von der II. Richtungsspindel an eine unregelmäßige Chromatinverteilung. Die Chromosomen sind hier nie zu einer regelrechten Äquatorialplatte angeordnet, sondern liegen ganz regellos über- und durcheinander (Taf. XXXVIII Fig. 12, 15, 16). Das Spindelstadium dauert sehr lange, und manche werden schließlich pathologisch, indem noch weitere Zerreißungen auftreten oder mehrpolige Figuren entstehen (Taf. XXXVIII Fig. 17, 18). Fig. 17 stellt einen der Fälle dar, wo kein erster Richtungskörper gebildet wurde. Vielleicht hat sich hier der Tetraster als eine Art Gleichgewichtszustand im Widerstreit der länger als gewöhnlich erhalten gebliebenen ersten Richtungsspindel mit der neu hinzutretenden zweiten gebildet. Auffallend ist auch, daß hier die Elemente der beiden großen und der einen kleinen Dyade noch im Zusammenhang stehen, was nicht dem gewöhnlichen Verhalten entspricht (s. o.).

Die endgültige Verteilung der Chromosomen durch die zweite Teilung ist völlig Sache des Zufalls. Man findet sehr chromatinarme zweite Richtungskörper und solche, die ganz vollgestopft erscheinen. In Fig. 19 geraten nur zwei ganz kleine Chromatinstücke in den zweiten Richtungskörper, die wohl sicher Bruchstücke und keine selbständigen Chromosomen sind. Hier wären also infolge frühzeitiger Zerreißung schon in der ersten Teilung Unregelmäßigkeiten vorgekommen.

Auch der Bestand des reifen Eis zeigt dementsprechend große Variationen. Hier bildet sehr oft jedes Element ein Kernbläschen für sich, ein Verhalten, das ja auch normale Eier gelegentlich zeigen, und dessen Häufigkeit bei diesem Material ganz der weiten Zerstreuung der Chromosomen in der zweiten Richtungsspindel entspricht. Man findet daher meist mehr als einen weiblichen Vorkern, oft zwei (s. o.). Fig. 21 Taf. XXXVIII, manchmal 3, 4, 5 und 6 (Taf. XXXVIII Fig. 22, 23). Die sechs weiblichen Vorkerne der Fig. 22 sind im Vergleich zu dem unter-

halb liegenden kleinen männlichen Pronucleus mit seinen zahlreichen, stark gefärbten Chromatinstücken schon sehr weit in ihrer Entwicklung vorgeschritten und demgemäß sehr blaß. Da diese Eizelle zwei Richtungskörper gebildet hatte, so kann auch in jedem weiblichen Vorkern nur sehr wenig Chromatin vorhanden sein, und es kann daher wohl nur auf der oben besprochenen sekundären Fragmentierung der Chromosomen beruhen, daß so viele Kernbläschen gebildet wurden. In jedem Bläschen fand ich stets einen Nucleolus, manchmal auch deren zwei. Der Größenunterschied der einzelnen Bläschen ist noch auffallender in Fig. 23. Hier ist nur ein Richtungskörper gebildet. Da aber sein Inhalt nicht analysierbar ist, läßt sich auch nicht genau angeben, wie viel Elemente in dem Ei enthalten sein müssen.

Wie die Vorkerne zeigen auch die Chromosomen der I. Furchungsspindel stark wechselnde Zahlen- und Größenverhältnisse. Taf. XXXVIII Fig. 25 zeigt z. B. einen Fall, wie ich ihn häufiger sah. Es sind zwei normal aussehende Chromosomen vorhanden, offenbar die vom Spermatozoon stammenden, und außerdem fünf verschiedene Chromatinstücke, von denen die zwei größten vielleicht zwei Stäbchen der beiden kleinen Dyaden entsprechen könnten. Die anderen Stücke aber stellen jedenfalls Fragmente vor. Einige Male schien es mir, als ob eine Befruchtung durch Univalens-Spermatozoen stattgefunden hätte. Es könnte sich nur um eine Ausnahme handeln. Denn in den früheren Stadien konnte ich nie Univalens-Spermatozoen nachweisen, auch die meisten Furchungsbilder weisen deutlich auf Bivalens-Spermatozoen hin. Trotzdem scheint mir Fig. 28, Taf. XXXVIII kaum einer anderen Erklärung zugänglich. Die Chromosomen haben sich soeben aus dem Vorkern heraus differenziert. Drei liegen auf der einen Seite der schon deutlich ausgebildeten Spindel, eines allein auf der andern. Die drei rechts gelegenen, sehr verschieden großen Chromosomen auf Rechnung des weiblichen Vorkerns zu setzen, macht nach den besprochenen Unregelmäßigkeiten keine Schwierigkeit. Wenn es sich aber um ein Bivalens-Spermatozoon handeln sollte, so müßte eines der väterlichen Chromosomen sich von den andern getrennt und den beiden mütterlichen zugesellt haben, was mir besonders auf einem so frühen Stadium eine sehr gezwungene Annahme zu sein scheint. Vielleicht ist doch dieses Weibchen zweimal begattet worden, das eine Mal von einem Bivalens-Männchen, durch dessen Spermien die große Mehrzahl der Eier befruchtet wurde, das andere Mal von einem Univalens-Männchen, dessen Spermatozoen nur noch ganz wenige unbefruchtete Eier vorfanden. Oder, was vielleicht noch plausibler ist: die erste Copulation war von einem Univalens-Männchen ausgeführt worden und es waren, als die in der Eiröhre jetzt vorhandenen Oocyten die Be-

fruchtungszone passierten, nur noch sehr wenige Univalens-Spermatozoen übrig. Daß die beiden Varietäten sich kreuzen und daß im gleichen Weibchen beiderlei Spermien vorkommen, ist ja wiederholt beobachtet worden.

Die nicht seltenen Furchungsspindeln mit drei Chromosomen könnten vielleicht zum Teil ebenso erklärt werden. Doch glaube ich, daß z. B. in Fig. 29, Taf. XXXVIII nur ein mütterliches Chromosoma vorhanden ist, und zwar das unten gelegene, auffallend schmale, während die beiden oberen, normal aussehenden wieder dem Spermatozoon entstammen würden. Gelegentlich fand ich auch Furchungsspindeln mit nur zwei Chromosomen (Taf. XXXVIII Fig. 30). Ich glaube, daß auch diese männlicher Herkunft sind, und daß hier alles mütterliche Chromatin an die Richtungskörper abgegeben worden ist, wie dies schon verschiedentlich beobachtet ist (Boveri 1887, Boring 1910, Kautzsch 1913).

Die Furchungsspindeln mit unregelmäßigem Chromatinbestand, von denen ich hier nur einige wenige Beispiele angeführt habe, sind weitaus in der Mehrzahl. Nur hier und da findet man gewissermaßen als Ausnahme die Normalzahl vier, so in Fig. 26, 27, Taf. XXXVIII. In der letzteren liegen allerdings noch zwei kleinere Chromatinstücke im Plasma, in einer erheblichen Entfernung und nicht in der Ebene der Äquatorialplatte. Solche Bruchstücke sieht man öfter im Eiplasma liegen. Sie machen die Teilung nicht mit und scheinen allmählich zu degenerieren. Trotz dieses meist unregelmäßigen Chromosomenbestandes macht die Mehrzahl der Eier mit Furchungsspindeln einen gesunden und lebenskräftigen Eindruck. Leider war keines über das Zweizellenstadium hinaus gekommen.

Besprechung.

Entstehung der Dyaden.

Bei einem Vergleich mit den normalen Verhältnissen fällt in unserem Material in erster Linie die Verschiedenheit der Zahl und Wertigkeit der Chromosomen auf. Die Oocyten I besitzen hier vier zweiteilige gegenüber den normalen zwei vierteiligen Elementen. Wir haben also hier in den Reifungsteilungen die diploide Chromosomenzahl, wenn wir, zunächst einmal vorläufig, jede Dyade als ein Chromosoma auffassen. Auf jeden Fall muß man annehmen, daß die Vorgänge, die sonst die Reduktion der Chromosomenzahl bewirken, hier nicht stattgefunden haben.

Von den zahlreichen Arbeiten der letzten Jahre, die bei den verschiedensten Tierarten diese Frage behandeln, deuten die meisten mit Bestimmtheit darauf hin, daß diese Zahlenreduktion durch Konjugation je zweier Chromosomen in den jungen Oocyten- bzw. Spermatocytenkernen erreicht wird, und zwar darf man nach den Feststellungen von

Montgomery, Sutton u. a. wohl als sicher annehmen, daß immer je ein väterliches mit einem mütterlichen Chromosom konjugiert. Bei *Ascaris* sind aber trotz vieler hierauf gerichteter Untersuchungen die Reduktion und die Tetradenbildung noch immer ungelöste Probleme.

Eine kurze Übersicht über die wichtigsten Arbeiten, die sich mit diesen Fragen beschäftigen, wird diese Behauptung bestätigen. Wir können die ältesten Arbeiten von E. van Beneden und Carnoy über die Eireifung, von van Beneden et Ch. Julin über die Samenreifung, deren Angaben längst als irrtümlich erkannt sind, übergehen. Der nächste Untersucher, Boveri (1887), der die erste genaue Darstellung der Reifungsteilungen für ein tierisches Objekt durch seine Arbeit über *Ascaris* geliefert hat, nahm ursprünglich an, daß die Tetraden durch doppelte Längsspaltung eines vorher einheitlichen Chromatinelementes entständen. Beide Reifungsteilungen wären dann äquationell, und die Reduktion würde schon vorher auf irgend eine Weise vollzogen sein. O. Hertwig (1890) und Brauer (1893) schlossen sich dieser Ansicht an. Brauer beschreibt in den jungen Spermatocytenkernen eine große Menge kleiner Chromatinkörner, deren jedes durch eine zweimalige Teilung eine kleine Tetrade bildet. Diese treten alle zur Bildung eines gemeinsamen Fadens zusammen, der dann durch eine Querteilung in zwei Segmente zerfällt, d. h. in zwei doppelt gespaltene vierteilige Chromosomen. In den Spermatogonien wird jedes Chromatinkorn nur einmal gespalten. Der Faden aber zweimal segmentiert. Die Tetraden der Spermatocyten entsprechen also infolge einer unterdrückten Querteilung zwei endweise verbundenen Keimzellchromosomen.

Ganz ähnliche Beobachtungen machte Sabaschnikoff (1897), nur mit dem prinzipiellen Unterschied, daß nach ihm vier kleine Chromatinkörper zur Bildung einer Mikrotetrade zusammentreten. Er faßt dementsprechend beide Reifungsteilungen als reduktionell auf, d. h. die Zahl der Chromatinkörner wird reduziert, während nach Brauers Ansicht nicht ihre Zahl, sondern nur ihre Masse reduziert wird.

Eine ganz andere Deutung der Brauerschen Befunde gibt Schneider (1900). Er meint, daß die nach der Synapsis vorhandenen »acht Elementarmiten« sich zu viert aneinanderlegen zur Bildung der zwei »Miten« und diese wiederum durch Parallelkonjugation eine aus acht Elementen zusammengesetzte »Stange« liefern, die durch eine Querteilung in die beiden »Tetraden« zerfällt.

Korschelt und Heider (1902) führen im Anschluß an die ursprüngliche Boverische Anschauung *Asc. meg.* noch als Beispiel des eumitotischen Reduktionstypus auf, bei dem also in beiden Reifungsteilungen, wie bei einer gewöhnlichen Mitose, Chromosomenspalthälften getrennt werden.

Durch zahlreiche Arbeiten an anderen Tiergruppen wurde man indessen diesem eumitotischen Reduktionstypus gegenüber immer skeptischer. Die meisten Beobachtungen deuteten entschieden darauf hin, daß die eine Reifungsteilung äquationell, die andre aber wirklich reduktionell verläuft, d. h. daß durch sie ganze Chromosomen, die sich zuvor durch Konjugation miteinander vereinigt hatten, getrennt werden.

Boveri hatte schon 1892 auf Grund der Henkingschen Befunde an Insekten als den wahrscheinlichsten Reduktionsmodus eine paarweise »Conjugation« der Chromosomen vermutet und sprach sich (1904) dahin aus, daß wohl auch die Verhältnisse bei *Asc. meg.* ähnlich zu erklären seien, daß also die Tetraden durch Zusammenlegen, durch eine Parallel-Konjugation, zweier sich längsspaltender Chromosomen entstünden. Als Stütze für diese Auffassung führte er auffallende paarweise Größenunterschiede zwischen den vier Tetradenelementen an, die er in zahlreichen Oocyten eines Wurmes beobachtet hatte. O. Hertwig (1906) schloß sich dieser Meinung an und deutete auch seine eigenen Beobachtungen in diesem Sinne. Er fand in der Prophase der ersten Spermatocytenteilung acht lange gekrümmte Chromosomen, die oft paarweise dicht nebeneinander lagen, so daß wohl jedes Paar durch Längsspaltung eines Spermatogonienchromosoms entstanden sein dürfte. Je zwei Paare verbanden sich dann durch eine Lininmasse, indem sie sich, oft kreuzweise in der Mitte über- oder aneinander legten.

Auch Tretjakoff (1905a, b) faßt die *Ascaris*-Tetrade als Vereinigung zweier längs gespaltener Chromosomen auf, beschreibt aber ihre Entstehung nach seinen eigenen Beobachtungen gerade umgekehrt wie O. Hertwig. Zunächst soll, am Ende der Synapsis, ein paarweises Aneinanderlegen von selbständigen Chromatinfäden stattfinden, dann in diesen eine einmalige Längsspaltung auftreten. Tretjakoff legt in seinen beiden Arbeiten besonderen Wert auf den Nachweis der »Doppelwertigkeit« jedes einzelnen Chromosoms, d. h. jedes der vier Tetradenstäbchen. Er beschreibt, daß bei der Herausbildung der Chromosomen in den Spermatocyten die beiden Enden getrennt entstehen und erst nachträglich miteinander verschmelzen, was häufig noch längere Zeit an dem dünnen und anders gefärbten Mittelstück kenntlich ist. Und in manchen Oocyten sah er eine Tetrade oder einzelne Stäbchen in der Mitte quer durchgebrochen. Er fand auch in seinem »Dyadenmaterial« die vier Doppelstäbchen zuweilen in der Mitte geknickt. Ähnliche Beobachtungen hatte schon Moszkowski (1901) mitgeteilt. Tretjakoff setzt also das längs gespaltene doppelwertige *megalocephala*-Chromosom homolog mit den Vierergruppen der Copepoden und Insekten und faßt die *megalocephala*-Tetrade als eine »Ditetrade« auf.

Ganz entsprechende Angaben machte dann Marcus (1906) für *Ascaris canis*. Jede der elf »Tetraden«, die er hier in der ersten Reifungsteilung bei beiden Geschlechtern beobachtete, war aus acht Chromatinelementen zusammengesetzt, und soll entstanden sein durch Konjugation zweier schon vorher längsgespaltener Chromosomen, die dann noch eine Querteilung erlitten. Diese Duplicität in den einwertigen Chromosomen konnte Marcus durch die ganze Reifung verfolgen, er konnte sie auch in den Vorkernen und sogar in den Urgeschlechtszellen nachweisen. Hier soll nun merkwürdigerweise die reduzierte Chromosomenzahl auftreten, infolge einer als »Konjunktion« bezeichneten endweisen Vereinigung je zweier schon längsgespaltener Chromosomen. Eine dem Querspalt entsprechende Teilung findet, wie Tretjakoff und Marcus übereinstimmend angeben, in beiden Fällen niemals statt, sondern beide Teilungen verlaufen »längs«, in der einen wird wirklich reduziert, d. h. die Konjuganten werden wieder getrennt, in der andern werden die Chromosomenspalthälften auseinander geführt[1]).

Griggs (1906) indessen, der nächste Bearbeiter, nimmt bei seinem Erklärungsversuch wieder, wie Brauer und Sabaschnikoff eine richtige Querteilung an. Er beschreibt in der Prophase zwei Pachytänfäden, die sich der Länge nach spalten, dann hufeisenförmig krümmen und zum Schluß durch eine Querspaltung die beiden Tetraden entstehen lassen.

Blanckertz (1910) stellt die Tetradenbildung wiederum in andrer Weise dar. Allerdings hat er mit *Asc. meg. univ.* gearbeitet, wo scheinbar die betreffenden Vorgänge wesentlich anders verlaufen. Nach ihm treten in der Prophase acht primäre Chromosomen auf, die durch Plastinzusatz und Längsstreckung zu acht sekundären werden; diese gruppieren sich um eine zentrale Chromatinmasse, die sich später als deutlicher Ring darstellt, und verschmelzen nun paarweise mit den Enden. Dadurch entstehen die vier definitiven Chromosomen, die Elemente der Tetraden. In den Reifungsteilungen erfolgt also keine Trennung der Konjuganten. Wie die Reduktion zu denken ist, läßt Blanckertz unentschieden.

Die letzte Arbeit, die über dieses Thema geschrieben ist, stammt von Saedeleer (1912). Auch er ist, wie er selber betont, nicht zu einer endgültigen Lösung des Problems gelangt. Er nimmt ebenfalls Parasyndese während der Synapsis (vgl. besonders seine Fig. 127) und hierauf Längsspaltung der Chromosomen an. Jedenfalls glaubt Saedeleer, daß diese

[1]) Marcus nimmt allerdings auf Grund einer interessanten Hypothese an, daß zwei echte Reduktionsteilungen stattfinden, wovon die eine großelterliche, die andere ururgroßelterliche Teile trennt.

Annahme die wahrscheinlichste sei und am meisten harmoniere mit seinen Beobachtungen und seinen Figuren (es sind deren 254).

Auch bei andern Nematoden sind die Ansichten über die Tetradenentstehung noch geteilt. Ich erwähne nur, daß nach Struckmann (1905) bei *Strongylus filaria* zwei der gebogenen Chromosomen sich parallel zusammenlegen, worauf ein nicht durchgeführter Querspalt auftritt; während Kühtz (1913) bei Sclerostomum-Arten des Pferdes zu Anfang einheitliche Chromosomen beschreibt, aus denen dann erst durch eine Quer- und eine Längsspaltung die Tetraden entstehen. Die Konjugation müßte also schon vorher vollzogen sein.

Wie diese Übersicht zeigt, neigt also die Mehrzahl der Forscher, die in den letzten Jahren diesem Problem nachgegangen sind (Boveri, Hertwig, Tretjakoff, Saedeleer), zu der Ansicht, daß auch die *megalocephala*-Tetrade durch Parallelkonjugation zweier längs gespaltener Chromosomen entsteht. Ich glaube nun in meinem Dyaden-Material eine weitere Stütze für diese Auffassung liefern zu können. Denn die weitaus nächstliegende und einfachste Erklärung dieser Abnormität scheint mir die zu sein, daß die vier Dyaden die vier längsgespaltenen Keimzellenchromosomen darstellen, bei denen es aus irgend einem Grunde nicht zur Konjugation gekommen ist. Die einzige, sonst noch mögliche Vorstellung wäre, daß die Dyadenelemente konjugierten Elementarchromosomen im Sinne Schneiders entsprächen. Aber erstens sind diese Elementarchromosomen eine unbewiesene Annahme und zweitens müßte man dann, um sich die Tetradenentstehung vorzustellen, doch noch eine Vereinigung je zweier Dyaden, also wiederum eine Konjugation annehmen. Oder man müßte von jedem Dyadenschenkel noch eine Längsspaltung erwarten, und die Vierzahl der Dyaden müßte durch eine frühzeitige, abnorme, doppelte Querteilung erklärt werden, wo nur eine einmalige Teilung hätte erfolgen sollen. Dies wären aber äußerst gezwungene und darum unwahrscheinliche Annahmen, und außerdem entspricht ein Dyadenschenkel seiner Dicke und Chromatinmenge nach einem und nicht zwei Stäbchen einer normalen Tetrade. In unserem Falle sind also wohl nur deshalb keine Tetraden vorhanden, weil die Dyaden sich nicht, wie es sonst üblich ist, paarweise miteinander vereinigt, d. h. weil sie nicht konjugiert haben.

Tretjakoff (1905b) gibt seinen in der Einleitung besprochenen Befunden die gleiche Deutung. Er bezeichnet die von ihm beschriebenen Dyaden (diesen Ausdruck benutzt Tr. nicht) als die vier längsgespaltenen »doppelwertigen« Chromosomen, bei denen es nicht zu einer Konjugation

gekommen ist. A. und K. Schreiner (1904) beschreiben ebenfalls als wichtigen Beweis für die Parallelkonjugation einige abnorme Zellen, in denen die Parallelverschmelzung der Fäden nicht oder nur teilweise zustande gekommen ist.

Tretjakoffs Auffassung von der Doppelwertigkeit der *Ascaris*-Chromosomen habe ich oben S. 598 besprochen. Ich möchte bemerken, daß ich zwar aus meinem Material keine Stütze für diese Ansicht beibringen kann, wenn auch einige Beobachtungen, wie das gelegentliche Zerbrechen einer großen Dyade in zwei gleiche Teile sich so deuten ließen.

Wenn wir also die Dyaden als die vier ursprünglichen, längs gespaltenen, nicht konjugierten Chromosomen auffassen, so könnte noch die Frage entstehen, ob dies ein primärer oder ein sekundärer Zustand ist. Im letzteren Falle müßte man annehmen, daß schon Tetraden vorhanden waren, diese aber dann aus irgend einem Grund ohne entsprechende Kern- und Zellteilung in Dyaden zerfallen wären. Das Chromatin befände sich dann schon in einem Zustand, wie er dem Anfang der zweiten oder dem Ende der ersten Reifungsteilung entspricht, und zwar zu einer Zeit, wo Kern und Plasma noch auf dem Keimbläschenstadium stehen. Ich halte diese Annahme nicht für wahrscheinlich. Man dürfte dann auch erwarten, wenigstens ab und zu einer noch unzerlegten Tetrade zu begegnen. Das ist aber nicht der Fall, sondern sobald das Chromatin in dem Keimbläschen überhaupt analysierbar ist, erscheint es in vier zweiteiligen Portionen angeordnet. Man darf darum wohl annehmen, daß es hier niemals zu einer Tetradenbildung gekommen ist. Außerdem glaube ich, daß die lockere Struktur und die größere Länge der Chromosomen viel eher darauf hindeuten, daß sie gegenüber dem normalen Verhalten in ihrer Entwicklung zurückgeblieben sind, als daß sie ein so beträchtliches Stück vorausgeeilt wären. Auf den Vorbereitungsstadien zur ersten Reifungsteilung zeigen die Dyaden oft ähnliche Bilder wie die Chromosomen eines ausklingenden Strepsinemas. Sie machen zuweilen einen ähnlichen Eindruck wie die erwähnte Saedeleersche Fig. 127, die eine junge Oocyte nach dem Wachstumsstadium darstellt und vier deutliche Dyaden zeigt, die um eine gemeinsame zentrale Chromatinmasse gruppiert sind.

Man könnte im Anschluß hieran die Vermutung aufstellen, daß vielleicht die ganzen Form- und Größenunterschiede der Dyaden nur ein Ausdruck der verschiedenen Entwicklungsstufen wären, auf denen sie sich befinden. Die beiden kleineren Dyaden wären dann als die älteren anzusehen, bei denen schon eine weitgehende Kontraktion stattgefunden hat, während diese bei den beiden großen noch nicht eingesetzt hätte. Zum Teil

ist dies vielleicht richtig, und die kleine dickere und dichtere Dyade würde gut zu dieser Annahme passen. Aber die zweite kleine Dyade verhält sich schon anders und läßt sich nicht als ein fortgeschrittener Kontraktionszustand auffassen. Und dann glaube ich doch, daß eine so starke Verkürzung der großen Dyaden bis etwa auf das Maß der kleinen kaum angenommen werden kann. Vor allem aber sind die Strukturdifferenzen zwischen den großen und kleinen Dyaden durchaus nicht immer zu konstatieren, sondern nicht selten sieht man an allen Vieren trotz der gewohnten Längendifferenz die gleiche körnige, lockere Struktur. Wir werden also sagen dürfen, daß die Größenunterschiede der vier Dyaden nicht oder nur zum kleinen Teil verschiedene Phasen einer fortschreitenden Kontraktion darstellen, sondern daß sie durch die festen ererbten Eigentümlichkeiten der einzelnen Elemente bedingt sind.

Wenn also die Dyaden die vier ursprünglichen nicht konjugierten Chromosomen sind, so müssen zwei von ihnen väterlicher und zwei mütterlicher Herkunft sein, und es gibt naturgemäß zwei Möglichkeiten, wie man sich diese Kombination entstanden denken kann.

Entweder man sagt: die zwei unter sich annähernd gleichen Chromosomen sind gemeinsamer Abkunft, also das kleine Paar stammt von einem der Eltern und das große vom anderen. Denn wenn auch die zwei Chromosomen, die ein Elter beisteuert, vielleicht qualitativ verschieden sind, so sind doch so enorme quantitative Differenzen, wie zwischen einer großen und einer kleinen Dyade, in ein und demselben Tier, nach allem, was wir sonst von *Ascaris* wissen, sehr unwahrscheinlich. Dann hätte also je eine große mit einer kleinen Dyade konjugieren sollen.

Oder man sagt: nachdem wir für so viele Fälle wissen, daß bei Größenverschiedenheiten der Chromosomen jedem mütterlichen Chromosoma ein entsprechend großes väterliches gegenübersteht, muß es auch für *Ascaris* als wahrscheinlich gelten, daß je ein großes und ein kleines von einem Elter stammen, und daß die zwei großen hätten normaler Weise miteinander konjugieren sollen und ebenso die zwei kleinen. Ein einziges Mal fand ich ein Bild, das vielleicht einer solchen Auffassung günstig erscheinen könnte. In Fig. 31, Taf. XXXVIII sieht man oben die beiden kleinen Dyaden, und darunter ein merkwürdiges Gebilde, in dem die beiden großen Dyaden enthalten sein müssen, obwohl sich nicht entscheiden läßt, wie deren Orientierung zu denken ist. Nimmt man an, daß bei × × die vier Endpunkte liegen, so könnte man die untere Stelle, wo die beiden Schenkel eine Strecke weit im Kontakt stehen, als Konjugationsversuch deuten.

Ich glaube aber eher, daß es sich um eine zufällige Abnormität handelt, zumal schon das Stadium der ersten Richtungsspindel erreicht ist. Außerdem ist, wie gesagt, dies der einzige Fall, der sich in diesem Sinne verwerten ließe.

Diese zweite Annahme würde auch den Befunden Montgomerys (1908) entsprechen, der eine konstante Größendifferenz der Chromosomen jedes Vorkerns bei *Asc. meg.* beschrieben hat. Bei ihm sind indessen die Unterschiede relativ gering[1]). Die sehr starke Differenz in unserem Falle stellt ohne Zweifel eine äußerst seltene Ausnahme dar, und es erscheint schon deshalb äußerst unwahrscheinlich, daß beide Eltern diese gleiche Abweichung in ungefähr gleichem Maße zeigen sollten. Deswegen halte ich die erste Annahme für weit wahrscheinlicher. Ich habe daraufhin an Eiern normaler Weibchen nach Tetraden mit paarweise sehr ungleich langen Stäbchen gesucht. So große Unterschiede wie etwa zwischen einer großen und einer kleinen Dyade der Fig. 3, Taf. XXXVIII sah ich nie. Einige Male, wenn auch sehr selten, fand ich aber doch sehr erhebliche Differenzen. In Fig. 32, Taf. XXXVIII ist ein solcher Fall abgebildet. Es scheint also prinzipiell der Konjugation verschieden langer Chromosomen nichts im Wege zu stehen. Entsprechend starke Größenunterschiede zwischen den beiden ganzen Tetraden einer Oocyte, wie sie nach der zweiten Annahme möglich sein müßten, konnte ich nicht beobachten.

Zur Erklärung des Ausbleibens der Konjugation in unserem Falle lassen sich verschiedene Annahmen machen. Vielleicht hat das Plasma der Oocyte irgendwie hemmend gewirkt. Vielleicht war auch die gegenüber dem Normalen offenbar etwas zurückgebliebene Entwicklung des Chromatins der Grund, und die Chromosomen waren auf ihrem Strepsinema-ähnlichen Zustand noch nicht reif zur Konjugation. Es ist möglich, daß solche Einflüsse mitgespielt haben. Die Hauptursache aber liegt, wie ich glaube, an anderer Stelle. Da die beiden merkwürdigen Erscheinungen, der auffallende Größenunterschied und das Ausbleiben der Konjugation, sonst bei *Asc. meg.* nie beobachtet worden sind, scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß ein innerer Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen besteht. Die Chromosomen der beiden Elternindividuen scheinen nicht »homolog genug« gewesen zu sein, d. h. es bestanden entsprechend der starken äußeren Größendifferenz so weitgehende innere Verschiedenheiten, daß dadurch die Konjugation verhindert wurde.

---

[1]) Bei anderen Tieren sind Unterschiede zwischen den Chromosomen eines Kerns im Verhältnis von 1:2, auch 1:3 nicht selten, z. B. *Sphaerechinus* (Baltzer, 1911).

»Postreduktion?«

Noch zu einer anderen Betrachtung fordern die mitgeteilten Beobachtungen auf. Die normale Eireifung von *Asc. meg.* bietet keinerlei Handhabe zur Entscheidung der Frage, ob die erste oder die zweite Teilung die Reduktionsteilung ist. Denn die vier Elemente der Tetraden sind, wenn man diesen Ausdruck hier gebrauchen will, radial-symmetrisch angeordnet, so daß man nicht, wie in anderen Fällen, zwischen einer Konjugations- und einer Spaltungsebene unterscheiden kann. Unser Dyadenmaterial schien mir nun zunächst eine gewisse Stellungnahme zu dieser Frage zu gestatten. Wir sahen, daß in der ersten Reifungsteilung die Dyaden geteilt werden, d. h. die Chromosomenspalthälften werden getrennt oder die Teilung verläuft äquationell, während die zweite Teilung, soweit es hier überhaupt zu einer regulären Chromosomenverteilung kommt, eine Reduktionsteilung sein würde. Tretjakoff glaubt in der Tat seine erwähnten Beobachtungen an den abnormen Spermatocyten in diesem Sinne verwerten zu können. Hier ordnen sich auch die längsgespaltenen Elemente in der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung so an, daß die Spalthälften getrennt werden, und Tretjakoff faßt deshalb die erste Teilung als eine Äquations-, die zweite als Reduktionsteilung auf[1]). Obwohl dieser Schluß nun wohl für unseren abnormen Fall selbst zulässig ist, glaube ich doch nicht, daß ihm eine Beweiskraft zukommt. Denn ich fand, wie erwähnt, zuweilen auch in der II. Richtungsspindel noch ungeteilte Dyaden, was wohl allerdings eine Abnormität ist. Ein wichtigerer Einwand aber ist folgende Überlegung. Der Teilungsapparat einer Zelle fungiert offenbar so, daß er diejenige Chromosomenverteilung vollzieht, die möglich ist, d. h. in unserem Falle so, daß die Dyadenhälften getrennt werden. Sind zwei Teilungsmodi gleich möglich, dann stellen sich die Chromosomen wahrscheinlich bei der ersten Teilung beliebig ein. Demnach wäre eine Entscheidung dieser Frage auch mit Hilfe unseres Dyadenfalles nicht möglich.

Die zweite Reifungsteilung.

In dem Wesen des Teilungsmechanismus liegt nun gleichzeitig auch der Schlüssel zum Verständnis der abnormen Chromatinverteilung bei der Bildung des II. Richtungskörpers in unserem Material. Es ist von vornherein nicht einzusehen, warum diese Eier nicht einen im Prinzip

[1]) Nach Tretjakoffs Angaben sind indessen in der II. Teilung auch wieder zweiteilige Elemente vorhanden durch die höchst merkwürdigen Umgruppierungen, die er beschreibt (s. S. 3) und die mir durchaus unverständlich sind.

ganz normalen Reifungsvorgang durchmachen sollten. Sie sind im allgemeinen gesund, besitzen den normalen Chromatinbestand, nur in ungewohnter Anordnung, und dessen normale Verteilung erscheint zunächst durchaus möglich. In seltenen Fällen sahen wir sie ja auch tatsächlich eintreten.

An den meisten Keimen aber traten von der II. Richtungsspindel an Unregelmäßigkeiten in der Chromatinverteilung auf. Hier also scheint die Schwierigkeit zu liegen. Und in der Tat sehen wir den Teilungsmechanismus der Eizelle hier vor die Aufgabe gestellt, vier selbständige Chromosomen, die nicht mehr miteinander zusammenhängen, und die nicht mehr bestimmt sind sich zu teilen, nach zwei verschiedenen Richtungen hin zu dirigieren. Dies ist aber nach allem, was wir von den karyokinetischen Prozessen wissen, ein unlösbares Problem. Nur in einzelnen Fällen wird daher bei diesem Material durch zufällige Verteilung das erreicht, was im Normalfalle der Teilungsapparat besorgt.

Hier wäre Gelegenheit zu dem sog. »Primärtypus«, wie Goldschmidt (1905) die Reduktionsart, die er bei der Eireifung von *Zoogonus mirus* gefunden zu haben glaubte, bezeichnete. Danach würden, ganz dem Weismannschen Schema entsprechend, in einer der Reifungsteilungen ganze Chromosomen verteilt werden. Diese Angaben haben sich inzwischen als irrig herausgestellt (Wassermann, 1913). Ein so einfacher Reduktionsvorgang scheint nirgends vorzukommen. Wir sahen, daß auch in unserem Falle nichts Derartiges eintritt, sondern die Chromosomen geraten zufällig hierhin und dorthin. Der Teilungsapparat weiß mit ihnen sozusagen nichts anzufangen. Interessant ist hier wieder die Unabhängigkeit der achromatischen von den chromatischen Vorgängen, die Boveri schon 1888 als »Dualismus der karyokinetischen Phänomene« betont hat. Das Ei bildet in der durch zahllose Generationen vererbten Weise seine zwei Richtungsspindeln, obgleich für die zweite eigentlich nichts mehr zu tun ist.

So wäre also im letzten Grunde doch das Ausbleiben der Konjugation die Ursache der abnormen Chromatinverteilung, und zwar zunächst nicht aus physiologischen Gründen (deren Vorhandensein damit nicht geleugnet sein soll), sondern aus teilungsmechanischen Rücksichten. Die Konjugation erscheint notwendig, um auch für die zweite Reifungsteilung »zweiteilige« Elemente zu schaffen, deren Hälften dann auseinander bewegt werden können.

Ähnliche Fälle.

In der Literatur finden sich bisher nur zwei Angaben über ausbleibende Chromosomenkonjugation in den reifenden Geschlechtszellen. Beide

Arbeiten beschäftigen sich mit Bastarden zwischen nahe verwandten Arten, bieten aber trotzdem gewisse Vergleichsmomente mit unserem Material.

Rosenberg (1904) untersuchte bei einem pflanzlichen Bastard, *Drosera longifolia* × *Dr. rotundifolia*, die Entwicklung der Pollenzellen. Die haploide Chromosomenzahl der einen Elternart beträgt 20, die der andern 10; dementsprechend enthalten die somatischen Zellen des Bastards 30 Chromosomen. In der ersten Reifungsteilung treten aber immer 20 Chromosomen auf, und zwar 10 große Doppelchromosomen und 10 kleine einfache. Die großen werden in beiden Teilungen richtig geteilt, die kleinen unregelmäßig verteilt; schon bei der ersten Teilung bleiben einige, bei der zweiten die meisten im Plasma liegen und degenerieren dann, so daß die reifen Pollenzellen meist nur 10, zuweilen 11 oder 12 Chromosomen enthalten. Die Erklärung liegt nahe: von den 20 Chromosomen der einen Art haben 10 mit den 10 der anderen Art konjugiert, was auch durch die an den Doppelchromosomen noch deutliche verschiedene Größe der beiden Komponenten bewiesen wird; die andern 10 sind übriggeblieben, da sie keinen Partner fanden. Diese 10 übrigbleibenden Chromosomen teilen sich nicht mehr, obwohl man eine einmalige Teilung auch von ihnen erwarten sollte. Die Konjugation scheint hier also als Anregung zu weiterer Teilung nötig zu sein, vielleicht auch überhaupt eine notwendige Bedingung für die weitere Lebensfähigkeit des Chromosoms darzustellen.

Die interessante Parallele zu unserem Fall liegt darin, daß auch hier der Teilungsapparat diesen ganzen, sich nicht mehr teilenden Chromosomen gegenüber sich ohnmächtig erweist und ihre richtige Verteilung nicht zustande bringt. Sie werden regellos hierhin und dorthin gezogen und bleiben schließlich meist auf halbem Wege liegen, ohne in die Tochterkerne zu gelangen.

Wesentlich andre Resultate ergaben die schönen Untersuchungen von Federley (1913, 1914), dem es gelang, primäre und sekundäre Bastarde zwischen verschiedenen Schmetterlingsarten, *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, zu züchten und ihre Spermatogenese zu verfolgen. Es zeigte sich, daß in den primären Bastarden (z. B. *Pyg. curt.* ♂ (haploide Chromosomenzahl 29) × *P. anach.* ♀ (30) entweder gar keine Konjugation zwischen den artfremden Chromosomen stattfand, oder daß nur einzelne Chromosomenpaare (1–5) konjugierten. Dementsprechend trat keine oder nur eine teilweise Reduktion ein, und die meisten Spermatocyten besaßen 59 (30 + 29) Chromosomen, die nach Federley in beiden Reifungsteilungen äqual geteilt werden sollen. Allerdings verläuft die zweite

Teilung meist anormal. In den Spermatocyten des sekundären Bastards, einer Rückkreuzung mit dem einem Elter (F_1 ♂ × P ♀), konjugierten die artgleichen väterlichen und mütterlichen Chromosomen, hier also die zweimal 30 *Anachoreta*-Chromosomen, während die 29 *Curtula*-Chromosomen als solche weiter bestanden. Hier sind also nach der Konjugation ebenfalls 59 Chromosomen vorhanden, davon aber 30 bivalente und 29 univalente. Alle sollen wiederum in beiden Teilungen geteilt werden, wobei die Mehrzahl der Spermatiden wieder pathologisch wird.

Es hat sich also gezeigt, daß unter den artfremden Chromosomen in den Bastarden meistens keine Konjugation eintrat, während die artgleichen Chromosomen unter den gleichen Bedingungen sämtlich konjugierten. Man wird nicht fehlgehen, wenn man innere Verschiedenheiten, wie sie zwischen den Chromosomen verschiedener Arten zu erwarten sind, für den mangelnden Konjugationstrieb verantwortlich macht. Mir scheint dies eine Stütze zu sein für die oben gegebene Erklärung der Dyaden. Denn obwohl es sich bei Federley um einen Bastard handelt, die vier Dyaden in meinem Fall dagegen sicher alle *megalocephala*-Chromosomen sind, so darf man, wie ich denke, doch für die in beiden Fällen gleiche Erscheinung auch die gleiche Entstehung annehmen. Ist es doch auch nicht undenkbar, daß selbst in der Varietät *Asc. meg. bivalens* bereits weitere Divergenzen eingetreten sind, die in der verschiedenen Länge und der gegenseitigen Konjugationsabneigung der Reifungs-Chromosomen einen cytologischen Ausdruck gefunden hätten.

II. Teil.

Über Geschlechtschromosomen bei Ascaris megalocephala.

Einleitung. Literatur.

Durch die Arbeiten von Boveri, Boring, Edwards, Gulick, Schleip, Mulsow, Kühtz und Krüger sind für eine Reihe von Nematoden die Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlecht klar gelegt worden. Sie folgen alle, zum Teil schematisch deutlich, dem Wilsonschen Typus *Protenor*. Größere Schwierigkeiten bereitete in dieser Beziehung nur *Ascaris megalocephala*, gerade das Objekt, dem es sonst beschieden war, als erster und oft schönster Fall einer Reihe fundamentaler Tatsachen der Eireifung und Befruchtung beschrieben zu werden.

Es liegen jetzt schon eine Reihe von Beobachtungen über kleine akzessorische Chromosomen in Reifungs- und Furchungsteilungen von *Ascaris megalocephala* vor, die von einigen Autoren als Geschlechtschro-

mosomen, von andern als zufällige Bruchstücke gedeutet wurden. Boveri (1889) sah gelegentlich neben den gewohnten Tetraden zwei kleine, stark färbbare, rundliche Körnchen in den Keimbläschen. 1908/09 hat er in den Furchungsstadien der Eier eines Wurmes sehr häufig ein überzähliges kleines Element gefunden. Miss Boring (1910) hat dann dieses und ähnliches Material eingehender bearbeitet. Auf Grund ihrer und seiner eigenen Befunde hat Boveri in seinem in Anschluß an die Boringsche Arbeit veröffentlichten Aufsatz an der Hand des wenigen Bekannten, sowie theoretischer und vergleichender Betrachtungen, ein hypothetisches Bild der Geschlechtsbestimmung bei *Ascaris megalocephala* entworfen. Er deutet das von ihm und Boring gefundene »small chromosome« als ein richtiges Geschlechtschromosom, und nimmt an, daß auch bei *Ascaris megalocephala* die ♀ durch 2 X, die ♂ durch 1 X charakterisiert seien, daß also alle Eier 1 X, die Spermatozoen zur Hälfte 1 X, zur Hälfte kein X besäßen. Daß diese X-Chromosomen sich bisher der Beobachtung so hartnäckig entzogen, erklärt Boveri dadurch, daß sie typischerweise mit den großen Autosomen verbunden sind und nur in seltenen Fällen diesen Zusammenhang lösen und als selbständige Gebilde auftreten. Ein solcher Fall hat wohl ohne Zweifel auch Zacharias (1912) vorgelegen, der in den Oocytenkernen zwei kleine »chromatophile Körperchen« oder »Parachromosomen« fand.

Die Boverischen Annahmen sind nun in der Folge mehrfach bestätigt worden. Zunächst hat Edwards (1910) bei einer Untersuchung der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala* bei zwei Individuen (unter 45 untersuchten) ein selbständiges X-Chromosoma gefunden, welches in einer der Reifungsteilungen ungeteilt in die eine Tochterzelle übergeht, und so in der Tat nur in die Hälfte der Spermatozoen gelangt. Dann hat Frolowa (1912) beim Studium der Oogenese von 13 Individuen von *Ascaris megalocephala bivalens* mehrmals neben den beiden großen Tetraden selbständige »Idiochromosomen« gefunden und ihr Schicksal während der Reifungsteilungen verfolgt.

Im Folgenden soll nun kurz über eine Untersuchung berichtet werden, die zu ganz ähnlichen Ergebnissen führte, wie die letztgenannte Arbeit. Es könnte zweifelhaft erscheinen, ob die Veröffentlichung solcher Befunde, die nichts prinzipiell Neues bieten, berechtigt ist. Aber einerseits ergaben sich doch einige interessante Unterschiede, andererseits ist wohl die Bestätigung solcher Angaben über lange Zeit strittige Erscheinungen immer erwünscht, zumal dadurch der Einwand widerlegt wird, es könne sich um eine zufällige Unregelmäßigkeit handeln, nicht um eine feste Gesetzmäßigkeit.

Material und Methode.

Ein großer Teil der Untersuchung wurde an den Eiern einer *Ascaris megalocephala bivalens* vorgenommen, die mir ebenfalls Herr Geheimrat Boveri freundlichst zur Verfügung stellte. Außerdem wurden noch 25 weibliche *Asc. meg. biv.* und 4 *Asc. meg. univ.* untersucht. Die Heterochromosomen fanden sich nur bei drei Bivalens-Exemplaren, und zwar bei zweien von diesen mit absoluter Regelmäßigkeit in jeder der zahllosen untersuchten Oocyten. Von dem dritten Tier, das ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. von Ubisch verdanke, der es zu einem andern Zwecke fixiert hatte, konnte ich nur junge, noch unbefruchtete Oocyten untersuchen. Sie zeigten zwar meist keine klaren Bilder, zuweilen aber doch deutlich die gleichen Verhältnisse, wie die beiden andern.

Die Eiröhren wurden fixiert in schwachem Alkohol-Eisessig-Gemisch (95 Teile 70%iger Alk. + 5 Teile Eisessig), Pikrinessigsäure, in Bouins, Zenkers und Carnoys Gemisch. Die Untersuchungsmethoden waren die gleichen wie die im ersten Teil beschriebenen.

Beschreibung.

Keimbläschenstadium.

Sobald in den noch unbefruchteten Oocyten I die Chromosomen des Keimbläschens als zwei deutliche Tetraden kenntlich werden, gewahrt man außer diesen stets noch zwei kleine, mehr oder weniger kugelige Gebilde, die ganz den Eindruck von Heterochromosomen machen (Fig. 33, Taf. XXXIX). Ihrer Färbbarkeit und körnigen Struktur nach bestehen sie ohne Zweifel ebenfalls aus Chromatin, und sind auch von dem homogen aussehenden, glatt konturierten Nucleolus leicht zu unterscheiden. An den Boraxkarminpräparaten war übrigens der Nucleolus fast nie deutlich sichtbar.

Die beiden kleinen Elemente liegen dicht zusammen oder doch nur in geringer Entfernung voneinander und sind wie die Tetradenstäbchen durch eine achromatische Brücke verbunden, bilden also eine Dyade (Fig. 33, 34, Taf. XXXIX). Von den Tetraden sind sie in der Mehrzahl der Fälle getrennt (Fig. 33), können aber durch achromatische Fäden mit einer von diesen in Verbindung stehen (Fig. 34). Zuweilen sieht man sie auch wie zwei kleine Köpfchen den Enden zweier Stäbchen einer Tetrade aufsitzen (Fig. 35, Taf. XXXIX).

Vereinzelt fand ich Bilder, die man als X-Tetrade deuten könnte, sah aber nur einen einzigen völlig einwandfreien Fall. Er ist in Fig. 36, Taf. XXXIX abgebildet und entstammt dem dritten Wurm, von dem ich keine späteren Stadien besitze. Das Bild erinnert sehr an das im I. Teil

besprochene und in Fig. 5, Taf. XXXVIII wiedergegebene Tetraden-ähnliche Stück und an die Abbildungen von Brauer und Sabaschnikoff. In diesem Falle glaube ich sicher nicht, daß ein Bruchstück vorliegt, sondern ein von vornherein selbständig gebliebenes Element, und zwar kein beliebiges, sondern das X-Element, das auch in allen anderen Oocyten auftritt, nur eben fast stets als Dyade. Wie diese, selbst unter Einrechnung der zweifelhaften Fälle höchst seltenen Ausnahmen zu deuten wären, soll weiter unten erörtert werden.

Erste Reifungsteilung.

Während der Reifungsteilungen zeigt das kleine Doppelchromosoma insofern ein merkwürdiges Verhalten, als sich eine ganz konstante Gesetzmäßigkeit nicht aufzeigen ließ. Die Verteilung der beiden Hälften zeigt, wenn auch in verschiedener Häufigkeit, alle Kombinationen, die bei der Aufteilung von zwei Körpern auf drei Plätze möglich sind; d. h. der erste und der zweite Richtungskörper und der weibliche Vorkern können jeder je zwei, ein oder gar kein X erhalten. Wir werden bei der Besprechung der Befunde auf dieses merkwürdige Verhalten zurückkommen. Hier sollen zunächst die verschiedenen Fälle, sowie ihre relative Häufigkeit kurz beschrieben werden.

In der ersten Richtungsspindel liegen die zwei X-Elemente frei zwischen oder neben den Tetraden (Taf. XXXIX Fig. 37—39). Durch ihre regelmäßige Stellung lassen sie oft schon deutlich erkennen, daß das eine mit in den ersten Richtungskörper wandern, das andere im Ei zurückbleiben wird. Dies ist in der Tat der häufigste Fall (Taf. XXXIX Fig. 40). Daneben kommt es indessen nicht selten vor, daß beide Elemente im Ei verbleiben, oder daß beide in den ersten Richtungskörper abgegeben werden (Taf. XXXIX Fig. 41, 42).

Zweite Reifungsteilung.

Dementsprechend findet man in der zweiten Richtungsspindel meistens ein, seltener zwei oder gar kein X (Taf. XXXIX Fig. 43—48). Stets aber sind im ersten Richtungskörper und in der zweiten Richtungsspindel zusammengenommen nur zwei Elemente vorhanden. Die Verteilung ist wieder verschieden. Ist nur mehr ein X übrig (Fig. 43), so verbleibt es dem Ei (Taf. XXXIX Fig. 52) oder gelangt in den zweiten Richtungskörper (Taf. XXXIX Fig. 53). Sind noch beide vorhanden, so werden sie meist gleich verteilt (Taf. XL Fig. 61), selten geraten beide ins Ei (Taf. XXXIX Fig. 54), noch seltener beide in den zweiten Richtungskörper (Taf. XXXIX Fig. 55). Durch diese Unregelmäßigkeiten kommt es also vor, daß keines von den beiden X-Elementen in das reife

Ei gelangt, indem sowohl beide in den ersten Richtungskörper (Fig. 45, 46) wie auch in den zweiten (Fig. 55), oder auch je eines in jeden (Taf. XXXIX Fig. 56) abgegeben werden kann. In ihrer Gesamtheit sind diese Fälle sogar in der Überzahl. Sieht man aber von den Fällen, wo beide X-Elemente durch die erste Teilung entfernt werden, ab, so ist es doch das häufigste, daß das reife Ei ein X behält.

Öfter treten in der zweiten Richtungsspindel sehr auffallende Größenunterschiede zwischen den Elementen einer Dyade auf. Frolowa beschreibt auch solche Fälle, fand aber dann keine freien Idiochromosomen. Taf. XXXIX Fig. 50 zeigt eine zweite Richtungsspindel (vom Pol gesehen) mit einem freien X-Element (das andre liegt im ersten Richtungskörper) und einer Dyade mit zwei ziemlich verschieden langen Stäbchen. Die eine Dyade im ersten Richtungskörper, und zwar die rechts gelegene, besteht auch aus zwei verschieden langen Elementen; wenn auch der Unterschied nicht so auffallend ist, so ist doch das tiefer liegende Stäbchen deutlich länger. Man darf wohl annehmen, daß diese beiden Dyaden zusammen die eine Tetrade gebildet hatten, und es ist zu vermuten, daß die beiden freien X-Elemente ursprünglich einmal mit den zwei kürzeren Stäbchen im Zusammenhang gestanden haben, während die beiden längeren sich nicht von ihrem X-Element getrennt haben (s. Besprechung). Geringere Größendifferenzen zwischen den einzelnen Stäbchen finden sich in diesem Material sehr häufig und sind meiner Meinung nach ebenso zu erklären. Doch läßt sich hier immer der Einwand erheben, daß es sich um zufällige Variationen der Chromosomengröße handelt, wie solche wohl ohne Zweifel bei *Ascaris* vorkommen. Bei so auffallenden Differenzen aber, wie in der besprochenen Fig. 50, die ebenfalls nicht selten beobachtet wurden, ist diese Annahme wohl nicht aufrecht zu erhalten. Taf. XXXIX Fig. 51 zeigt sehr deutlich die gleichen Verhältnisse an einem ersten Richtungskörper.

Die Stellung der Heterochromosomen in der zweiten Spindel ist ziemlich variabel. Von Interesse ist, daß sie häufig ganz am äußersten Rande (Taf. XXXIX Fig. 44, 49), ja zuweilen schon fast außerhalb der Spindelfigur stehen, so daß nur noch einige wenige Fasern sie erreichen. Wo noch beide vorhanden sind, sehen wir sie meist von vornherein voneinander getrennt (Taf. XXXIX Fig. 48, 49), selten noch unmittelbar benachbart (Taf. XXXIX Fig. 47). Es hat sich also in den weitaus meisten Fällen die Trennung der beiden Hälften in der ersten Teilung richtig vollzogen, nur hat die eine von beiden den richtigen Weg nicht gefunden.

Hier ist der Ort, einige der abnormen Bilder kurz zu besprechen. Auch in diesem Material fand sich ziemlich häufig der schon im vorigen Abschnitt besprochene Fall, wo kein erster Richtungskörper gebildet

wird. Diese Bilder sind deshalb interessant, weil auch hier die zwei X-Elemente fast stets vollständig von einander getrennt erscheinen (Fig. 58, Taf. XL), nur selten noch in Kontakt stehen (Fig. 57, Taf. XL). Ihr Schicksal ist hier ebenfalls nicht konstant. In den einzigen, in solchen Fällen gebildeten Richtungskörper gelangen ein, zwei oder kein X, und entsprechend in das Ei ein, kein oder zwei X.

In einigen ganz wenigen Fällen beobachtete ich ein von dem beschriebenen abweichendes Verhalten, indem hier vier X-Elemente statt der gewohnten zwei auftraten. Fig. 60, Taf. XL zeigt sie in normaler Verteilung, indem zwei in den ersten Richtungskörper gegangen sind, die beiden andern durch die zweite Teilung getrennt werden. In Fig. 59, Taf. XL sehen wir alle vier in der zweiten Richtungsspindel. Es handelt sich sicher nicht um eine Teilung der sonst auftretenden zwei Heterochromosomen. Denn dann müßten sie entsprechend kleiner sein, sie zeigen aber ganz die gleiche Größe wie die gewohnten zwei. Wir hätten hier also ein Folgestadium des oben erwähnten Ausnahmefalles der X-Tetrade. Ich möchte besonders darauf hinweisen, daß in diesen Fällen die einzelnen Stäbchen einer Dyade keine oder nur ganz geringe Größendifferenzen zeigen, während die beiden Dyaden untereinander z. B. in der zweiten Richtungsspindel der Fig. 60 von auffallend verschiedener Länge sind. Auch in dem ersten Richtungskörper scheint die eine, höher gelegene Dyade kürzer zu sein als die andre, wenn auch hier der Unterschied nicht so deutlich hervortritt. Die beiden kürzeren Dyaden dürften wohl diejenigen sein, zu denen ursprünglich einmal die vier X-Elemente gehört haben (s. Besprechung).

Vorkernstadium und erste Furchungsspindel.

In dem Vorkernstadium sieht man recht häufig neben dem weiblichen Pronucleus ein kleines Extrabläschen von ziemlich konstanter Größe, das wohl sicher aus dem selbständig gebliebenen X-Chromosom entstanden ist (Fig. 61, 62, Taf. XL). Denn es tritt nicht auf, wenn in den Richtungskörpern zwei X-Elemente vorhanden sind (Fig. 55 und 56, Taf. XXXIX), sondern nur, wenn bloß eines abgegeben ist, so daß also im ersten und zweiten Richtungskörper und im weiblichen Vorkern zusammen wiederum immer nur zwei X-Elemente gefunden werden, wenn wir von den besprochenen seltenen Ausnahmen absehen.

Indessen wird nicht immer, wenn ein X-Element ins Ei gelangt, ein selbständiges Kernbläschen gebildet, sondern zuweilen ist auch in solchen Eiern, wo nur ein X abgegeben wurde (an den ersten oder zweiten Richtungskörper), im Vorkernstadium nur ein einheitlicher weiblicher Pronucleus vorhanden, in dem sich das Heterochromosom nicht nachweisen läßt.

Die Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel zeigt, wie zu erwarten, außer den vier großen Chromosomen oft noch ein kleines fünftes (Fig. 63—66, Taf. XL). Die Annahme, es handle sich hierbei um ein erst beim Herausbilden der Chromosomen aus dem Vorkern abgebrochenes Endstück, erscheint bei dem vorliegenden Material von vornherein unwahrscheinlich. Und es läßt sich dem noch einiges Weitere entgegenhalten.

Schon das Vorhandensein des Extrakernbläschens im Vorkernstadium wäre dann unverständlich. Auch ist die Größe des fraglichen Stückes annähernd konstant, und die Konturen zeigen niemals so scharfe Kanten und Bruchstellen, wie sie die echten Fragmente, die ebenfalls zuweilen beobachtet wurden, fast stets besitzen. Fig. 65, Taf. XL zeigt zwei unzweifelhafte Bruchstücke und ein »Heterochromosom« in derselben Äquatorialplatte, man sieht deutlich den Unterschied in Größe, Form und Habitus. Wäre wirklich das kleine Chromosom ein abgebrochenes Endstück eines der großen, so müßte irgend eines der acht freien Chromosomenenden sich von den übrigen durch das Fehlen der kolbigen Anschwellung unterscheiden, wie es die Bruchstellen des zerbrochenen Chromosoms der Fig. 65 deutlich zeigen. Ich konnte indessen nichts Derartiges beobachten, sondern wo überhaupt die Endanschwellungen deutlich ausgeprägt waren, fand ich sie an allen Enden gleichmäßig ausgebildet, auch dann, wenn ein freies Heterochromosom vorhanden war (Fig. 63, 64, Fig. XL).

Zuweilen sieht man die kleinen Chromosomen abseits von den übrigen und ganz außerhalb der Spindel liegen (Fig. 64, 68, Taf. XL). Fig. 66, Taf. XL zeigt eine erste Furchungsspindel mit sechs großen Chromosomen und dem kleinen Element. Es ist eines von den Eiern, die nur einen Richtungskörper gebildet haben, ein Folgestadium der Fig. 57, Taf. XL.

In seltenen Fällen treten zwei solche Extrachromosomen auf, und zwar dann immer von annähernd gleicher Größe (Fig. 67, 68, Taf. XL). Mehr als zwei fand ich nie. Bruchstücke dagegen trifft man gelegentlich auch in größerer Anzahl und dann meist von verschiedener Größe. Man könnte meinen, in den Eiern mit zwei kleinen Chromosomen »Weibcheneier« vor sich zu haben, in die also das eine X durch das Spermatozoon eingeführt wäre. Das trifft indessen hier nicht zu. Sondern beide X-Elemente sind nach Ausweis der Richtungskörper weiblicher Herkunft. Fig. 68, Taf. XL stellt also ein Folgestadium von Fig. 54 (Taf. XXXIX) dar und gehört, wie aus der Abbildung deutlich hervorgeht, zu den seltenen Fällen, wo weder in den ersten, noch in den zweiten Richtungskörper ein X abgegeben wurde, sondern beide dem Ei verblieben. Wäre wirklich eines männlicher Abkunft, dann müßte dieser Fall viel häufiger auftreten, als es tatsächlich vorkommt, denn dann müßten, auf Grund

der Edwardsschen Befunde in der Spermatogenese, etwa die Hälfte aller befruchtenden Spermatozoen das X-Element besitzen. Die untersuchten Eier sind also von Männchen ohne freie Heterochromosomen befruchtet worden, deren Auftreten ja auch in der Spermatogenese eine große Seltenheit ist. Es könnte natürlich doch in einzelnen Spermatozoen ein freies X vorkommen. Aber dies scheint mir aus den genannten Gründen sehr unwahrscheinlich.

Frolowa allerdings macht für ihre Fälle diese Annahme. Sie beschreibt auch bei den freien, wie den ins Ei eingedrungenen Spermatozoen gelegentlich ein freies Idiochromosom, was ich nie gefunden habe. Immerhin ist der Prozentsatz der ersten Furchungsspindeln mit zwei X-Chromosomen auch bei ihr viel zu gering. Unter 55 im »Monasterstadium«[1]) durchgesehenen Eiern fand sie 23 mit nur vier großen Chromosomen, 7 mit je 2, 15 mit je einem Idiochromosom.

Bei einem Vergleich meiner sonstigen Befunde mit den Resultaten der Frolowaschen Arbeit fiel es mir auf, daß dort als Regel geschildert wird, was ich nur in äußerst seltenen Fällen beobachten konnte. Sie beschreibt in den jungen Oocyten I zwei Idiochromosomen, die öfter bivalent erscheinen, manchmal eine »unzweifelhafte Tetrade« bilden (S. 157). In der ersten und zweiten Reifungsteilung werden sie geteilt (S. 158/59), wie eine normale Tetrade, zeigen also ganz das theoretisch postulierte Verhalten. Trotzdem scheint mir eine genaue Betrachtung ihrer Abbildungen darauf hinzudeuten, daß es sich um die gleichen Vorgänge handelt, wie in meinem Material. Denn abgesehen von den ziemlich undeutlichen X-Tetraden der Keimbläschen sind nur ein einziges Mal wirklich vier selbständige Idiochromosomen (davon indessen eines ganz klein und undeutlich) gezeichnet (Fig. 3b), auf einem als erste Richtungsspindel bezeichnetem Stadium, das aber offenbar eine der abnormen zweiten Richtungsspindeln darstellt, wo kein erster Richtungskörper gebildet wurde. Auf allen andern Bildern sind immer nur zwei Heterochromosomen dargestellt. Diese trennen sich entweder in der ersten oder zweiten Reifungsteilung von einander. Im letzteren Falle zeigt der erste Richtungskörper, wo er überhaupt gezeichnet wurde, keine Idiochromosomen. Wo andererseits die Heterochromosomen mit einer der großen Tetraden verbunden sind, da besteht diese Verbindung, wo sie deutlich gezeichnet

[1]) Den alten irreführenden Ausdruck »Monaster« für »Äquatorialplatte« sollte man übrigens endlich vermeiden, aus sachlichen Gründen wie auch aus Prioritätsrücksichten. Denn Fol hat als erster den Ausdruck »Aster« angewandt, als Bezeichnung für die Sphäre, und Flemming hat ihn dann später ohne Rücksicht hierauf mit der völlig anderen und unpassenden Bedeutung verwandt.

wurde (Fig. 13a), nur mit zweien der vier Stäbchen (vgl. meine Fig. 2, 3, Taf. XXXVIII), so daß eine Teilung des einzelnen X-Elementes ganz unverständlich wäre.

Frolowa ist allerdings anderer Meinung. Sie schreibt bei Besprechung der zweiten Richtungsspindel (S. 159): »In dem Falle, wenn ein bivalentes Idiochromosom nur an ein Chromosom (gemeint ist ein Tetradenstäbchen) angeschlossen ist (Fig. 5c), muß es sich losreißen und teilen, damit seine Chromatinmenge auf die Hälfte reduziert werde. Dies liegt natürlich vollkommen im Bereich der Möglichkeit (Fig. 7).« Meiner Meinung nach läge ein solches Verhalten »vollkommen außerhalb des Bereichs der Möglichkeit«. Und ich glaube nach alledem annehmen zu dürfen, daß das Frolowasche Material ähnliche oder gleiche Verhältnisse zeigte, wie das meinige.

Besprechung.

Überblickt man die beschriebenen Vorgänge, so läßt sich nicht behaupten, daß eine absolut konstante Gesetzmäßigkeit in ihnen zum Ausdruck kommt. Es sind zwei Punkte, die hier zu erwähnen sind. Zunächst müßte man von einem Element, das allen Eiern in gleicher Weise zukommen soll, erwarten, daß es wie die gewöhnlichen Chromosomen in der Oocyten I als Tetrade auftritt. Dies brauchte nicht morphologisch zum Ausdruck zu kommen, aber das Element müßte in beiden Reifungsteilungen auch wirklich geteilt werden. Beides ist, von den ganz wenigen besprochenen Ausnahmen abgesehen, nicht der Fall. Fast stets sind von vornherein zwei mit einander verbundene Elemente vorhanden, und diese werden nicht geteilt, sondern verteilt. Damit kommen wir auf den zweiten Punkt: diese Verteilung ist keine ganz regelmäßige, sondern zeigt, wenn auch in verschiedener Häufigkeit, alle möglichen Kombinationen. Andererseits ist man bei dem absolut konstanten Auftreten der beiden X-Elemente in allen Oocyten der betreffenden Würmer und bei den mehrfachen älteren Angaben wohl nicht berechtigt, die Erscheinung als bloße Zufälligkeit abzutun.

Mit Hilfe der Boverischen Annahme, daß normaler Weise die Geschlechtschromosomen (zwei X bei ♀, ein X bei ♂) mit den Autosomen fest verbunden sind, können wir uns den vorliegenden Fall etwa folgendermaßen erklären.

I. Wertigkeit und Herkunft der X-Elemente.

Ein X-Chromosom hat sich ausnahmsweise von dem zugehörigen Autosom getrennt. Wann und aus welchen Gründen diese Ablösung stattgefunden hat, darüber läßt sich nichts Bestimmtes aussagen. Da aber

sämtliche Oocyten eines Tieres das gleiche Verhalten zeigen, muß es sich wohl um eine ererbte Eigenschaft handeln, die schon die Urzelle aller dieser Oocyten besessen hatte.

In den Tetraden der Reifungsteilungen stellen, wie im I. Teil erörtert, höchstwahrscheinlich je zwei der vier verbundenen Stäbchen die Spalthälften eines ursprünglichen Chromosoms dar. Denn sowohl gewisse Befunde, wie auch die Analogie sprechen mit Entschiedenheit dafür, daß auch bei *Asc. meg.* die Tetraden durch Konjugation zweier längsgespaltener Chromosomen, eines väterlichen und eines mütterlichen, entstehen. Darum entsprechen auch die beiden X-Elemente, die ich in allen Oocyten der betreffenden Tiere fand, und die auch Boveri, Zacharias und Frolowa beschrieben haben, den Spalthälften eines X-Chromosoms. Es hat eben in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur eines der vier ursprünglichen Chromosomen den Zusammenhang mit seinem X-Chromosom gelöst. Und da eine solche Loslösung ganz allgemein bei *Asc. meg.* eine große Seltenheit ist, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein väterliches und ein mütterliches Chromosom gleichzeitig diese Eigentümlichkeit zeigen, eine außerordentlich viel geringere, als daß sie nur bei einem auftritt. So ist die große Seltenheit des X-Tetraden (und der vier freien X-Elemente), obwohl sie im Weibchen eigentlich den normaleren Fall darstellen würden, ganz gut verständlich.

Es darf wohl als das weitaus Wahrscheinlichste gelten, daß immer die beiden, die X-Elemente in sich bergenden Chromosomen miteinander konjugieren, gerade weil dies eine Besonderheit ist, die immer nur zwei Chromosomen, und zwar nur je einem väterlichen und einem mütterlichen zukommen kann, den andern beiden also fehlen muß. Tritt daher die seltene Kombination ein, daß das väterliche und mütterliche X-Chromosom gleichzeitig frei werden, daß also vier X-Elemente in den Oocyten erscheinen, so dürfen wir diese mit Recht zu den vier Stäbchen einer Tetrade in Beziehung setzen. In Fig. 60, Taf. XL z. B. wären die beiden kleinen Dyaden als Hälften einer früheren Tetrade anzusehen, deren Komponenten mit denen einer der beiden großen Tetraden ursprünglich einmal im Zusammenhang gestanden hätten, und zwar wohl mit derjenigen, die sich, wie oben S. 612 besprochen worden ist, durch Kürze von der andern (beide sind schon in ihre Dyaden zerlegt) auszeichnete. Ebenso muß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, wo nur ein X-Chromosom von seinem Autosom frei gegeben wurde, das zweite X-Chromosom in dem Konjugationspartner eben dieses Autosoms enthalten sein. Der oft sehr deutliche Längenunterschied zwischen den Dyadenelementen ist mit dieser Vermutung im Einklang (vgl. Fig. 50, 51, Taf. XXXIX).

In den Oocyten kann man naturgemäß die vom Vater und die von der Mutter stammenden Chromosomen nicht unterscheiden, daher auch die Herkunft der vorhandenen X-Elemente nicht bestimmen. In den Furchungszellen dagegen ist diese Möglichkeit gegeben, und die Beobachtungen haben nun auch gezeigt, daß das X-Chromosom sowohl von der Eizelle als auch von dem Spermatozoon stammen kann. Seit Edwards das Auftreten freier Heterochromosomen in der Spermatogenese nachwies, mußte man als notwendige Konsequenz ihr gelegentliches Vorkommen in den Furchungsspindeln erwarten. Zudem konnte Boring für einige der von ihr gefundenen »small chromosomes« nachweisen, daß sie väterlicher Herkunft waren, indem hier alles mütterliche Chromatin an die Richtungskörper abgegeben war, in der ersten Furchungsspindel also nur väterliche Chromosomen, in diesen Fällen zwei gewöhnliche große und ein kleines, vorhanden waren.

Andererseits konnte ich zeigen, daß in meinem Material die in den Furchungsspindeln auftretenden Heterochromosomen nicht vom Spermatozoon mitgebracht waren, sondern dem Ei entstammten. Denn dort, wo wir sie in den Furchungsstadien fanden, fehlten sie in den zugehörigen Richtungskörpern. Auch Boring beschreibt einen Fall, wo das Heterochromosom der ersten Furchungsspindel aus dem Ei stammen muß, da hier das eingedrungene Spermatozoon sich nicht weiter entwickelt hatte. Selbst für diese Fälle ist indessen die Möglichkeit zuzugeben, daß das Heterochromosom ursprünglich einmal von einem Spermatozoon eingeführt wurde, vielleicht bei der vorigen oder vorvorigen Befruchtung. Denn sie teilen sich genau wie die andern Chromosomen, lassen sich durch die ganze Keimbahn hindurch verfolgen (Boring), und müssen dann eben, falls aus dem Ei ein Weibchen wird, in den Oocyten-Teilungen wieder erscheinen.

In den Oogonien sind sie bisher noch nicht nachgewiesen. Es hat aber auch bis jetzt nur Frolowa Oogonien eines geeigneten Materials daraufhin untersucht, d. h. eines solchen, in dem in den Reifungs- und Furchungsstadien Heterochromosomen vorhanden waren. Ich habe leider von den betreffenden Würmern die ganz jungen Eiröhrenabschnitte nicht mit konserviert, bin aber überzeugt, daß in den Oogonien dieser Tiere das X-Element sich finden würde. Denn sonst müßte die Ablösung erst in der Wachstumsperiode erfolgt sein. Dies ist natürlich möglich, und zu irgend einer Zeit muß ja dieser Vorgang einmal eingetreten sein. Aber in diesem Falle glaube ich eben doch, daß das Heterochromosom schon von einem der Eltern vererbt war, da es so ausnahmslos in allen Oocyten auftritt.

Man könnte daher annehmen, daß alle bisher bei *Asc. meg.* beschriebenen freien X-Chromosomen väterlicher Herkunft sind. Für die Mehrzahl der Fälle halte ich dies auch für das Wahrscheinlichste. Die Ablösung des Heterochromosoms von einem männlichen Chromosom erfolgt vielleicht leichter und darum öfter als von einem weiblichen. Gelegentlich muß aber auch das Letztere möglich sein, worauf die sehr seltenen Fälle, wo vier freie X-Elemente in der Oogenese beobachtet wurden, hinweisen. Denn diese würden ursprünglich einmal im Zusammenhang mit den vier Stäbchen einer großen Tetrade gestanden haben, von denen ja nach unserer Auffassung zwei die Spalthälften eines väterlichen, die zwei anderen die eines mütterlichen Chromosoms darstellen.

II. Verteilung der X-Elemente.

Demnach ist von den gewohnten zwei (und natürlich auch von den seltenen vier) bei *Ascaris meg.* beobachteten X-Elementen jedes einwertig, so gut wie ein gewöhnliches Tetradenstäbchen, und kann daher in den Reifungsteilungen nicht mehr geteilt werden; sondern sie sollen nur von einander getrennt werden, und zwar scheint dies normaler Weise durch die erste Reifungsteilung erfolgen zu sollen. Denn wir sahen, daß dies der häufigste Fall ist. Zuweilen erfolgt aber auch die Trennung erst in der zweiten Teilung. Edwards hat für die Spermatogenese ebenfalls beide Modi beschrieben, indem bei einigen Tieren die 1., bei andern die 2. Reifungsteilung die ungleiche war. Aber die Spermatocyten eines bestimmten Individuums zeigten stets alle ein einheitliches Verhalten. Kühtz (1913) gibt allerdings, wenn auch merkwürdigerweise nur als eine wahrscheinliche Annahme, für die Sclerostomum-Arten des Pferdes an, daß sowohl die erste, als auch die zweite Teilung die ungleiche sein könne. Nach Gulick (1911) ist bei *Strongylus tenuis* die 2. Spermatocytenteilung, bei *Strongylus paradoxus* und den drei untersuchten *Heterakis*-Arten die erste ungleich.

Nach alledem ist wohl das Vorkommen beider Verteilungsarten innerhalb desselben Tieres schon als eine Unregelmäßigkeit zu bezeichnen. Ganz sicher muß man dies jedenfalls von den Fällen behaupten, wo beide X-Elemente in einen der Richtungskörper wandern, oder beide dem Ei verbleiben, anstatt sich in einer der Teilungen voneinander zu trennen. Ferner sahen wir sie in der zweiten Richtungsspindel zuweilen ganz am äußersten Rande und in der ersten Furchungsspindel manchmal ganz außerhalb der Spindelfigur liegen. Alle diese Fälle müssen also als anormal bezeichnet werden. Offenbar ist die Trennung der X-Chromosomen von den Autosomen das Zeichen einer gewissen geringen Abnormität. Die

Eier sind zwar nicht pathologisch, denn Reifung, Befruchtung und Furchung verlaufen durchaus normal. Aber die losgelösten Stücke selbst zeigen häufig eine gewisse Direktionslosigkeit. Sie finden, seit sie nicht mehr im normalen Verbande sind, nicht immer ihren richtigen Weg.

Wir hätten hier einen interessanten Gegensatz zur Spermatogenese. Dort scheint die Verteilung des Heterochromosoms keine Schwierigkeit zu machen. Wenn auch, wie erwähnt, sowohl in der ersten wie in der zweiten Reifungsteilung die Verteilung der X-Elemente stattfinden kann, so wird doch zum Schluß immer die typische Verteilung erreicht. Daß dies in der Oogenese bisweilen mißglückt, hat vielleicht zum Teil seinen Grund in dem rudimentären Charakter der Richtungsspindeln überhaupt, der ja schon in dem Fehlen der Centrosomen zum Ausdruck kommt. Man könnte sich vorstellen, daß der Teilungsapparat einer Mehrleistung gegenüber dem typischen Verhalten, wie es ja die Verteilung des abgelösten Heterochromosoms ohne Zweifel darstellt, nicht ganz gewachsen ist, und daß er deshalb seine Aufgabe nicht immer richtig löst und so zu den verschiedenen Unregelmäßigkeiten Anlaß gibt.

III. Bruchstück oder Heterochromosom.

Zusammenfassend glaube ich sagen zu dürfen, daß man in den beigebrachten Beobachtungen eine weitere Stütze für die Auffassung der besprochenen kleinen Chromosomen als Geschlechtschromosomen sehen kann. Es bleibt nun noch eine Arbeit von Kautzsch (1913) zu besprechen, worin diese Ansicht abgelehnt, zugleich aber ein interessanter neuer Gesichtspunkt in die Diskussion eingeführt wird.

Kautzsch nimmt an, daß alle von den verschiedenen Beobachtern bei *Ascaris meg.* als Heterochromosomen in Anspruch genommenen Gebilde als zufällige Bruchstücke anzusehen sind, mögen es nun abgerissene Teile von Furchungs- oder Reifungschromosomen sein, oder Chromatinstücke, die schon in den Ureiern infolge zufälliger Zerstückelung vorhanden waren, oder bei der Umbildung aus dem oder in dem ruhenden Kern entstanden sind. Jedenfalls handle es sich in allen Fällen, auch dem von Edwards aus der Spermatogenese beschriebenen, um solche Zufallsprodukte, die sich dann durch Teilung weiter vererben können, und so fälschlicherweise den Eindruck von Heterochromosomen erwecken.

Unterschiede in dem Chromatinbestand der beiden Geschlechter sind natürlich auch bei *Ascaris meg.* zu erwarten, aber sie sind, so vermutet Kautzsch nach Analogie mit andern Nematoden, unter den bei der Diminution hervortretenden kleinen Elementen zu suchen. Kautzsch hat selber einige Zählungen von Diminutionsäquatorialplatten vorgenommen,

und zwar an einem für diese Frage besonders günstigen Material, wo nämlich infolge »spontaner Merogonie« nur eine väterliche Schleife (univalens) in der Zelle vorhanden war, während alles mütterliche Chromatin degeneriert war. Die wenigen einigermaßen genauen Zählungen, die er an dem beschränkten Material ausführen konnte, zeigen sehr bemerkenswerte Unterschiede. Bei einigen Embryonen betrugen die Zahlen im Mittel 27, bei andern 36. Kautzsch hält es für möglich, daß diese Unterschiede ein typisches Verhalten darstellen, daß also die Eier mit der größeren Chromosomenzahl zu Weibchen, die andern zu Männchen werden.

Ich habe hieraufhin ebenfalls solche Zählungen an zahlreichen Univalens-Embryonen aus verschiedenen Muttertieren vorgenommen. Dies ist selbst an gut fixierten und gefärbten Exemplaren ein sehr schwieriges Unternehmen. Auf 5 μ dicken Schnitten findet man die gewünschten Stadien in der gewünschten Lage schon an und für sich sehr selten, und von diesen lassen dann nur die wenigsten eine einigermaßen genaue Zählung zu. Denn die sehr zahlreichen kleinen Chromosomen drängen sich auf einen ziemlich engen Raum zusammen, berühren sich daher nicht selten und liegen auch fast nie alle in einer Ebene. Außerdem zeigen zuweilen einige nicht ganz senkrecht stehende Chromosomen schon die beginnende Durchschnürung, so daß die Entscheidung kaum möglich ist, ob man zwei ganze oder ein geteiltes Chromosom vor sich hat. Eine Zählung der Tochterplatte, wo ja diese Schwierigkeit wegfielen, ist deshalb unmöglich, weil hier die Chromosomen sofort ganz dicht zusammenrücken.

Trotzdem glaube ich in einigen der zahlreichen Zählungen eine ungefähre Genauigkeit erreicht zu haben. Allmählich stellte sich heraus, daß sich die Resultate in zwei Gruppen sondern ließen:

Die einen (Fig. 71a, b, Taf. XL) schwankten um 52 herum (die besten Zählungen ergaben 49 bis 54, davon aber die Mehrzahl über 50), die andern um 60 herum (Fig. 69, 70, Taf. XL) (die besten Resultate betrugen 58 bis 62). Eine gewisse Kontrolle wird dadurch möglich, daß es zuweilen gelingt, die Äquatorialplatten zweier Schwesterzellen zu zählen, wie es auch Kautzsch schon getan hat. In diesen Fällen fand ich stets in beiden annähernd die gleiche Zahl. Fig. 71a und b stellen solche Schwesterzellen dar; in der linken zählte ich 52, in der rechten 50 Chromosomen. Ich möchte nochmals betonen, daß man sich bei diesen Zählungen auf einem recht unsicheren Boden bewegt. Ich hätte deshalb meine Resultate nicht veröffentlicht, wenn sich nicht eine so auffallende Übereinstimmung mit den Kautzschschen Befunden ergeben hätte. So glaube ich wohl, daß diese beiden Angaben, obwohl jede für sich nur schwach fundiert ist, doch geeignet sind, sich gegenseitig eine gewisse Stütze zu verleihen.

Die großen Chromosomen scheinen demnach in verschiedenen Individuen bei der Diminution in eine verschiedene Anzahl von kleinen Elementen zerlegt zu werden. Bei einem Teil der Embryonen liefern die zwei ursprünglichen Chromosomen (Univalens) etwa 60 Diminutionskörner, bei dem andern Teil etwa 52. Bei der Übereinstimmung zwischen den Angaben von Kautzsch und mir darf man wohl annehmen, daß es sich hier um eine konstante Differenz (etwa acht, nach Kautzsch etwa neun) handelt, für die nur infolge der schwierigen Zählungsbedingungen etwas schwankende Werte gefunden wurden. Die von mir ermittelte Gesamtzahl der kleinen Chromosomen entspricht allerdings den Kautzschschen Befunden nicht ganz. Ich fand 52—60, während nach Kautzsch 63—72 zu erwarten wären. Ich muß es unentschieden lassen, ob es sich hier um wirkliche Differenzen im Material oder nur um Zählungsfehler handelt. Und ich glaube, man braucht dem keinen sehr großen Wert beizumessen, da sich ja trotzdem eine fast übereinstimmende Differenz zwischen den beiden Gruppen von Resultaten ergab.

Und diese Differenz ist es gerade, die uns besonders interessiert und die uns hier beschäftigen soll. Die Annahme von Kautzsch, daß es sich um Geschlechtsunterschiede handelt, scheint mir ebenso naheliegend wie einleuchtend, zumal wir bei *Ascaris lumbricoides* einen ganz analogen Fall kennen. Edwards stellte hier in der Spermatogenese eine Gruppe von fünf Idiochromosomen fest, und schildert die Zahlenverhältnisse für ♂ und ♀ folgendermaßen:

19 + 5 (Ei) + 19 (Spermium) = 43: ♂. (mit einer Gruppe von 5 Idiochrms.),
19 + 5 (Ei) + 19 + 5 (Sprm.) = 48: ♀. (mit zwei Gruppen von 5 Idiochrms.).

Für *Asc. meg.* wäre nach den obigen Angaben eine Gruppe von etwa acht Idiochromosomen anzunehmen, und die Chromosomenzahlen würden für Univalens ungefähr folgende Werte haben:

22 + 8 (Ei) + 22 (Spermz.) = 52 : ♂, (mit einer Gruppe von 8 Idchrs.),
22 + 8 (Ei) + 22 + 8 (Spz.) = 60 : ♀, (mit zwei Gruppen von 8 Idchrs.).

Nimmt man diese einstweilen allerdings noch etwas hypothetischen Vorstellungen an, so fragt es sich nun, ob und wie die übrigen Angaben über »Heterochromosomen« bei *Asc. meg.* mit dieser Anschauung zu vereinigen sind. Kautzsch zieht die Konsequenz seiner oben zitierten Ansicht über die »akzessorischen« Chromosomen und lehnt die Möglichkeit eines solchen Kompromisses von vornherein ab. Es scheint mir nun aber doch manches dafür zu sprechen, daß jenes gelegentlich auftretende Element der losgelösten Gruppe von Idiochromosomen entsprechen könnte.

Die zunächst von Boveri gehegte Vermutung, daß normalerweise das Geschlechtschromatin mit den großen Chromosomen verbunden ist, ließ

fürs Erste die Annahme als die natürlichste erscheinen, daß diese Anlagerung an dem einen Ende des großen Chromosoms stattgefunden habe. Mit Rücksicht auf die Diminutionsvorgänge scheint dies jedoch ausgeschlossen zu sein. Denn dann würde sich das Geschlechtschromatin nur in der Keimbahn erhalten, in sämtlichen somatischen Zellen aber degenerieren, eine Vorstellung, die auf Grund der seither angestellten Vererbungsexperimente, wie auch nach dem Verhalten der hermaphroditen *Rhabditis nigrovenosa* kaum annehmbar ist.

Man kann sich den Bau eines großen Chromosoms von *Asc. meg.*, wie er etwa einem nicht diminuierten Furchungschromosoma zukommt, nach einer unveröffentlichten Vermutung Boveris etwa so vorstellen, wie die nachstehende schematische Figur es veranschaulicht.

An den beiden Enden ist durch grauen Ton das Diminutionschromatin kenntlich gemacht; dazwischen liegen, in einfacher Reihe hintereinander geordnet und in eine gemeinsame Grundmasse eingebettet, die kleinen Chromosomen, 30 an der Zahl. Davon sind acht schwarz gezeichnet, sie sollen die besprochene Gruppe von Idiochromosomen darstellen und sind alle nebeneinander an dem einen Ende des nicht von der Diminution betroffenen Abschnittes eingeschaltet. Dies rechtfertigt sich dadurch, daß eine Gruppe von Idiochromosomen, wie wir sie etwa bei *Ascaris lumbricoides*, oder bei *Gelastocoris* oder *Acholla* (Payne) finden, oft ein gemeinsames und von den Autosomen mehr oder weniger abweichendes Verhalten zeigen. Offenbar besitzen sie untereinander eine größere Affinität und stehen in einem gewissen Gegensatz zu den Autosomen. Einen Beweis hierfür haben wir allerdings bei *Asc. meg.* vorläufig nicht.

Ein Herauslösen eines solchen Abschnittes, wie ihn der Idiochromosomenbereich innerhalb des großen Chromosoms darstellt, erscheint nun aber durchaus möglich. Kautzsch gibt selber zu, daß neben anscheinend normalen Schleifen gelegentlich ein kleines Element neu auftreten könne, »wenn bei der Herausbildung der Schleifen aus dem ruhenden Kern ein Teil des Kerngerüsts sich abtrennt, die zugehörigen Schleifenenden aber aneinander Anschluß finden.« Boveri (1909) teilt eine ähnliche Annahme mit zur Erklärung gelegentlich vorkommender Abnormitäten, wo in der Prophase einer Teilung zwei Chromosomenschleifen wie Hake und Öse ineinander verhängt erscheinen (siehe seine Fig. 45—47). Dieser Zustand, der in der Telophase der vorhergehenden Teilung wohl sicher noch nicht vor-

handen war, ließe sich, wie Boveri ausführt, durch eine geringfügige Umgruppierung der mittleren Chromosomenabschnitte während des Ruhestadiums — Lösung einer ursprünglichen Verbindung und Herstellung einer neuen zwischen den Teilen eines Chromosomas — entstanden denken (siehe seine Textfig. 3). Man kann sich nun leicht vorstellen, daß bei einer solchen Gelegenheit ein zu dem übrigen Chromatin in gewissem Gegensatz stehender Teil des Chromosomengerüstes ganz von dem übrigen abgetrennt wird und demzufolge später als selbständiges Chromatinelement auftreten würde. Die Möglichkeit solcher Vorgänge wird man also jedenfalls zugeben müssen. Und dann scheint mir eben gerade der Idiochromosomenbereich das Stück zu sein, dessen Loslösung am leichtesten möglich ist, sowohl wegen der oben besprochenen »Idiochromosomeneigenschaften«, wie auch auf Grund gewisser Überlegungen betreffs des Diminutionschromatins.

Die bei der Diminution abgestoßenen Teile sind offenbar gar nicht Chromatin von der gleichen Qualität wie der mittlere Abschnitt. Auf den ersten Blick freilich möchte man annehmen, daß auch die Endstücke eigentlich einer gewissen Anzahl von Einzelchromosomen entsprächen. Durch einen Vergleich mit den Verhältnissen bei *Asc. lumbr.* wird aber diese Vermutung höchst unwahrscheinlich. Hier ist von vornherein eine große Zahl von Chromosomen (48) vorhanden. Während der ersten Furchungsteilungen tritt ebenfalls eine Chromatindiminution ein (Bonnevie, 1901), nun aber nicht in der Weise, daß etwa einige von den kleinen Chromosomen degenerierten und so ausgeschaltet würden, sondern jedes einzelne Chromosom stößt jederseits ein Diminutionskörnchen ab. Jetzt, nach der Diminution erst, kann man die *Lumbricoides*-Chromosomen den kleinen *Megalocephala*-Chromosomen homolog setzen. Und man darf auf Grund dieses Vergleichs wohl behaupten, daß bei *Asc. meg.* die abgestoßenen Teile nicht die Wertigkeit echter Chromosomen besitzen. Sondern sie erscheinen als eine mehr indifferente Masse, die sich an die Enden der eigentlichen Chromosomen ansetzt.

Damit steht ihr Verhalten in den Ursomazellen im besten Einklang. Sie bleiben hier nach ihrer Ablösung untätig im Plasma liegen, machen keine Teilung mehr mit, sondern werden durch den Zufall hierhin und dorthin verschleppt, um schließlich zu degenerieren. Gelegentlich werden aber, wie Boveri (1900) gezeigt hat, die abgestoßenen Endstücke doch noch einmal geteilt. Dies hängt von dem Zeitpunkt der Diminution ab. Ist zur Zeit der Ablösung die Äquatorialplatte schon ausgebildet, die Chromosomenspaltung also schon eingeleitet, so kann noch eine einmalige Teilung der abgetrennten Stücke erfolgen. Wenn aber der Zusammenhang

schon früher gelöst ist, dann haben die isolierten Enden ein für allemal ihre Teilungsfähigkeit verloren.

Ähnliche Vorgänge, wie sie bei der normalen Diminution auftreten, konnte Payne (1912) nach Radiumbestrahlung auch in den generativen Zellen feststellen. Hier zerfielen die mittleren Abschnitte der großen Chromosomen häufig in eine größere Anzahl von Körnern, die normal geteilt wurden, wogegen die Enden, als Ganzes oder in einige Brocken zerfallen, ungeteilt und untätig liegen blieben und dann degenerierten. Hier ist also experimentell ein scharfer Gegensatz zwischen dem mittleren und den beiden Endabschnitten des großen *megalocephala*-Chromosoms nachgewiesen, und zwar, was das Wichtige daran ist, in den generativen Zellen, in denen sonst keine Unterschiede wahrzunehmen sind.

Es ist auch fraglich, ob sich selbst in den generativen Zellen das Diminutionschromatin durch alle Zellfolgen hindurch erhält, ob es nicht zu gewissen Zeiten gleichsam neu an die eigentlichen Chromosomen ankristallisiert. Hierdurch erscheint eine gelegentliche Isolierung des Idiochromosomenbereichs noch leichter verständlich. Dieser würde dann doch gewissermaßen am »Ende des Chromosoms« liegen, und würde deshalb am ehesten und leichtesten eine Ablösung erfahren können.

Die Idiochromosomengruppe würde demnach für gewöhnlich zwar von dem Diminutionschromatin überlagert sein, zuweilen aber vielleicht auch ganz frei liegen. Speziell für die Reifungschromosomen scheint es mir wahrscheinlich, daß sich hier das Diminutionschromatin überhaupt noch nicht angesetzt hat. Schon der sehr auffallende Längenunterschied gegenüber den Furchungschromosomen würde mit dieser Annahme gut übereinstimmen. Vor allem aber zeigen die Tetraden-Stäbchen oft ihrer ganzen Länge nach eine große Gleichmäßigkeit der Struktur. Häufig sind sie genau metamer aus einer Reihe ganz gleichgroßer Scheibchen zusammengesetzt (Boveri, 1887). Auch hierin stehen sie im Gegensatz zu den Furchungschromosomen, bei denen zwar eine feinere Struktur meist nicht sichtbar ist, wo sich indessen die kolbenförmig angeschwollenen Endstücke oft recht deutlich von dem mittleren Teil abheben.

Daß diese Chromosomenenden gelegentlich ganz oder teilweise abbrechen können, steht außer Zweifel. Ein großer Teil der bisher beschriebenen Bruchstücke wird so entstanden sein. Für uns handelt es sich darum, ob auch die als Heterochromosomen in Anspruch genommenen Stücke hierher gehören, wie Kautzsch annimmt, also aus Diminutionschromatin bestehen, oder ob sie einem bestimmten losgelösten Teil des eigentlichen Chromosoms entsprechen. Ein absolut sicheres Kriterium zur Entscheidung dieser Frage gibt es vorläufig nicht. Doch scheinen mir alle

die angeführten Beobachtungen zugunsten der letzteren Annahme zu sprechen. Es sind dies, um es kurz zusammenzufassen, einerseits das absolut konstante Auftreten der »Heterochromosomen« in sämtlichen Oocyten gewisser Individuen, die annähernd konstante Größe, die glatten Konturen (während der Furchung), die beschränkte Zahl (nie mehr als vier, meist zwei Elemente während der Reifung, nie mehr als zwei, meist eines während der Furchung), das Fehlen von Anzeichen, daß ein bestimmtes Schleifenende abgerissen ist (s. S. 613), und die Teilungsfähigkeit; auf der andern Seite der offensichtliche Gegensatz des Diminutionschromatins zu dem übrigen Chromatin, die mangelnde Teilungsfähigkeit der abgestoßenen Endstücke[1]), ihr Degenerieren in den Payneschen Radiumversuchen.

Durch alle diese Argumente scheint es mir sehr wahrscheinlich geworden, daß die beschriebenen Heterochromosomen nicht zufällig abgebrochene Endstücke, also Diminutionschromatin sind, sondern daß sie abgelöste Teile des eigentlichen Chromosoms darstellen. Eine solche Ablösung liegt nach den obigen Ausführungen durchaus im Bereich der Möglichkeit. Wenn sie aber eintritt, wird vorzugsweise der oben als Idiochromosomenbereich in Anspruch genommene Bezirk davon betroffen werden. Darum glaube ich, daß die beiden einander zunächst scheinbar widersprechenden Angaben durchaus zu vereinigen sind, daß also die schon wiederholt und auch in der vorliegenden Arbeit wieder beschriebenen »Heterochromosomen« wirklich Geschlechtschromosomen sind, und daß sie sehr wohl als die losgelöste Gruppe der von Kautzsch und mir wahrscheinlich gemachten Idiochromosomen-Gruppen aufgefaßt werden können.

Zusammenfassung.

I. Teil.

1. Sämtliche Oocyten einer *Asc. meg. biv.* zeigen in der Prophase der ersten Reifungsteilung die abnorme Erscheinung, daß vier Dyaden statt der gewohnten zwei Tetraden vorhanden sind.

2. Die Dyaden zeigen sehr auffallende und konstante Größenunterschiede, indem immer zwei größere und zwei kleinere vorkommen.

3. Sehr selten wurden mehr Elemente beobachtet, die dann durch Fragmentierung der typischen vier Stücke zu erklären sind.

---

[1]) Hier ist natürlich nur von Bruchstücken die Rede, die in der Größe ungefähr den Heterochromosomen entsprechen. Größere Fragmente, die neben dem Diminutionschromatin auch noch einen Teil des eigentlichen Chromosoms enthalten, werden sich auch weiterhin normal teilen können.

4. Die Dyaden werden meist in der ersten Teilung in ihre beiden Bestandteile getrennt, fast immer verläuft diese Teilung normal.

5. Die zweite Teilung, durch die die zwei großen und die zwei kleinen einzelnen Stäbchen verteilt werden sollten, verläuft fast stets anormal, indem die Verteilung rein zufällig, daher fast stets unregelmäßig erfolgt. Dabei können weitere Fragmentierungen der Chromosomen auftreten.

6. Im Vorkernstadium bildet oft jedes der im Ei verbliebenen Chromosomen oder Chromosomenbruchstücke ein Kernbläschen für sich, so daß meist mehr als ein weiblicher Vorkern vorhanden ist, zuweilen bis zu sechs, oft von sehr verschiedener Größe.

7. Die erste Furchungsspindel zeigt sehr wechselnde Zahlen- und Größenverhältnisse der Chromosomen, nur selten finden sich vier normal große Chromosomen. Da die spätest abgetöteten Eier nicht über das Zweizellenstadium hinausgelangt sind, läßt sich über ihre Entwicklungsfähigkeit nichts aussagen.

8. Auch bei *Asc. meg.* sind die Tetraden wahrscheinlich durch Konjugation zweier längsgespaltener Chromosomen entstanden.

9. Die Dyaden in unserem Fall sind wohl als die vier ursprünglichen, längsgespaltenen Chromosomen aufzufassen, bei denen es nicht zu einer Konjugation gekommen ist.

10. Höchstwahrscheinlich stammen die zwei großen Dyaden von dem einen, die zwei kleinen von dem andern der beiden Eltern.

11. Der Grund für das Ausbleiben der Konjugation ist vielleicht eine der äußeren Größendifferenz entsprechende zu starke innere Verschiedenheit der väterlichen und mütterlichen Chromosomen.

12. Zur Entscheidung der Frage, ob normaler Weise die erste oder zweite Teilung die Reduktionsteilung ist, läßt sich das Material, entgegen der Meinung Tretjakoffs, nicht verwerten.

13. Die Unregelmäßigkeiten der Chromatinverteilung rühren daher, daß der Teilungsapparat der Aufgabe, eine Anzahl ganzer Chromosomen in regulärer Weise zu verteilen (Primärtypus) nicht gewachsen ist.

14. Die Chromosomenkonjugation erscheint daher schon aus teilungsmechanischen Gründen nötig.

II. Teil.

15. In drei von 26 Tieren (*Asc. meg. biv.*) wurden freie Heterochromosomen in der Oogenese gefunden, und zwar in allen Oocyten ohne Ausnahme.

16. Sie treten fast stets als zwei verbundene Kügelchen auf und repräsentieren höchstwahrscheinlich ein gespaltenes X-Chromosom, das

die normale Verbindung mit dem zugehörigen Autosom gelöst hat, während das zweite mit seinem Autosom verbunden bleibt.

17. Die Spalthälften werden meist in der ersten Reifungsteilung getrennt. Das in der Oocyte II zurückbleibende Element gelangt in den zweiten Richtungskörper oder in das reife Ei. Nicht selten findet die Trennung erst bei der zweiten Teilung statt.

18. Daneben kommen verschiedene Unregelmäßigkeiten in der Verteilung vor. Beide Spalthälften können gemeinsam in den ersten Richtungskörper wandern, gelegentlich auch in den zweiten Richtungskörper oder in das reife Ei.

19. Eine Teilung der Spalthälften selbst kommt nicht vor. Sie kann auch nach dem sub 16 Gesagten nicht erwartet werden, trotz der gegenteiligen Angaben von Frolowa.

20. In dem Vorkernstadium bildet das X-Chromosom häufig ein kleines Extrakernbläschen.

21. In den ersten Furchungsspindeln tritt oft ein X-Chromosom auf, selten auch zwei (nie mehr), die in diesen Fällen beide dem Ei entstammen. Die befruchtenden Spermatozoen enthielten hier keine freien Heterochromosomen.

22. In ganz vereinzelten Ausnahmefällen wurde eine X-Tetrade (Keimbläschen) oder vier freie X-Elemente (zweite Richtungsspindel) beobachtet, was so aufzufassen sein dürfte, daß sowohl das väterliche, wie das mütterliche X-Chromosom sich selbständig gemacht haben.

23. Die Unregelmäßigkeiten in der Verteilung sowie einige andere Beobachtungen zeigen eine gewisse Direktionslosigkeit der selbständig gewordenen X-Chromosomen und deuten auf eine geringe Abnormität der Eizelle. Diese gestattet uns aber gerade den Einblick in die sonst nicht sichtbaren Verhältnisse der Geschlechtsbestimmung und erlaubt uns den Rückschluß, daß im normalen Verlauf der Oogenese von den mit den vier Stäbchen einer Tetrade verbundenen X-Elementen stets eines in das reife Ei gelangen muß.

24. Das Geschlechtschromatin ist, solange es in seiner normalen Verbindung mit dem Autosom steht, nicht an dessen Ende angelagert zu denken. Am wahrscheinlichsten dürfte es am Ende des eigentlichen »Autosoms«, aber nach außen noch von dem Diminutionschromatin überlagert, seinen Platz haben.

25. Ein gelegentliches Herauslösen gerade dieses Abschnittes erscheint durchaus möglich.

26. Gegen die Annahme, daß alle bei *Asc. meg.* beschriebenen Heterochromosomen zufällig abgebrochene Endstücke sind, lassen sich eine

Reihe von Argumenten einerseits aus den Eigenschaften der Heterochromosomen, andererseits aus denen des Diminutionschromatins anführen.

27. Von Kautzsch und mir ist eine Gruppe von acht (neun) Idiochromosomen bei *Asc. meg.* wahrscheinlich gemacht worden.

28. Alle Argumente, die gegen die Bruchstücknatur der »Heterochromosomen« sprechen, sind zugleich eine Stütze für die Annahme, daß diese gelegentlich auftretenden Stücke nichts anderes als die losgelöste Gruppe dieser Heterochromosomen sind.

Literaturverzeichnis.

v. Beneden, E. et Julin, Ch. (1884), La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphala Bull. Acad. roy. des Sciences etc. de Belgique. T. VII. 1884.

Blanckertz, R. (1910), Die Ausbildung der Tetrade im Ei von Ascaris megalocephala univalens. Arch. f. Zellf. VI. 1910.

Bonnevie, Chr. (1901), Über Chromatindiminution bei Nematoden. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. 36.

—— (1909), Chromosomenstudien II. Arch. f. Zellf. II. 1909.

Boring, A. M. (1909), A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. IV.

Boveri, Th. (1887, 1888), Zellenstudien. I, II.

—— (1892), Befruchtung. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. I.

— - (1899), Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer.

— - (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

— - (1909), Die Blastomeren-Kerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellf. III.

—— (1910), Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. Arch. f. Zellf. IV.

— - (1911), Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa. Verh. d. Phys.-Med. Ges. Würzburg. N. F. 41.

Brauer, A. (1893), Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. 42.

Edwards, C. L. (1910), The idochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. V.

—— (1911), The sex-chromosomes in Ascaris felis. Arch. f. Zellf. VII.

Federley, H. (1913), Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbl. IX.

—— (1914), Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Öfversigt af Finska Vetensk. Soc. Förh.

Frolowa, S. (1913), Idiochromosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. IX.

Glaue, H. (1910), Beitr. zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz. 35.

Goldschmidt, R. (1905), Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. XXI.

Griggs (1906), A reduction division in Ascaris. Ohio Naturalist. VI.

Gulick, A. (1911), Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. Arch. f. Zellf. VI.

Hertwig, O. (1890), Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. 36.

—— (1906), Allg. Biologie.

Kautzsch, G. (1913), Studien über Entwicklungsnomalien bei Ascaris II. Arch. f. Entw.-Mech. 35.

Korschelt und Heider (1902), Lehrb. d. vgl. Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil.

Krüger, E. (1913), Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans. Zeitschr. f. wiss. Zool. 105.

Kühtz, K. (1913), Über die Spermio- und Ovogenese der Sclerostomumarten des Pferdes unter bes. Berücks. d. Heterochromosomenforschung. Arch. f. mikr. Anat. 83.

Marcus, H. (1906), Ei- und Samenreife bei Ascaris canis. Arch. f. mikr. Anat. 68.

Montgomery, T. H. (1900), On the morphological difference of the chromosomes of Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. II.

Mulsow, K. (1913): Chromosomenverhältnisse bei Ancyracanthus cystidicola. Arch. f. Zellf. IX.

Payne, F. (1913), A study of the effect of Radium upon the eggs of Ascaris megalocephala univalens. Arch. f. Entw.-Mech. 36.

Rosenberg, O. (1903), Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 21.

—— (1904), Über die Tetradenteilung eines Droserabastards. Ebenda.

Sabaschnikoff, M. (1897), Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris megalocephala bivalens. Bull. de la Soc. imp. des Nat. de Moscou.

Saedeleer, A. de (1912), Contribution à l'étude de l'Ovogénèse dans l'Ascaris megalocephala biv. La Cellule 28.

Schleip, W. (1911), Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigrovenosum. Arch. f. Zellf. VII.

Schneider, K. C. (1902): Lehrbuch der vergl. Histologie. Jena.

Schöppler und Krüger (1912), Zur Unterscheidungsfrage von Ascaris canis und A. felis. Zentralbl. f. Bakt. 62.

Schreiner, A. u. K. E. (1904), Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. 24.

Struckmann (1905): Ei- und Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 22.

Tretjakoff, D. (1905a), Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megaloceph. Arch. f. mikr. Anat. 65.

—— (1905b), Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Ebenda.

Wassermann (1913), Die Oogenese des Zoogonus mirus. Arch. f. mikr. Anat. 83.

Wilson, E. B. (1911), The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat. 77.

Zacharias, O. (1912), Über chromatophile Körperchen (Parachromosomen) in den Kernen der Eimutterzellen von Ascaris megaloc. Zool. Anz. 40.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen wurden mit dem großen Abbeschen Zeichenapparat entworfen, mit Zeiss Apochromat 2 mm, n.Ap. 1,30 und Comp.-Ocular 6. Vergrößerung rund 1250. Die meisten Bilder wurden nach Totalpräparaten gezeichnet, Fixierung Alk. Eisessig (95 T. 70% Alk. + 5 T. Eisessig), Färbung Grenachers Boraxkarmin; nur einige, die mit einer entsprechenden Bemerkung versehen sind, nach 20 μ bzw. 5 μ dicken Schnitten; Fixierung ebenso oder Pikrinessigsäure, Färbung Heidenhains Eisenhämatoxylin.

Abkürzungen: Rsp. = Richtungsspindel, Rk. = Richtungskörper, Vk. = Vorkern, Fsp. = Furchungsspindel, Chrs. = Chromosom.

Tafel XXXVIII.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 32 sind nach Eizellen einer einzigen *Asc. meg. biv.* gezeichnet (»Dyadenmaterial«). Fig. 2, 8, 11, 17, 30 nach 20 μ dicken Schnitten.

Fig. 1. Keimbläschen. 4 Dyaden, 2 größere und 2 kleinere, in der Mitte der Nucleolus.

Fig. 2—8. Vorbereitung zur ersten Rsp.

Fig. 2. 4 Dyaden, 2 größere und 2 kleinere. Größenverhältnis etwas 3 : 2. Die rechte zeigt die U-Form. Die beiden mittleren die Y-Form. Achromatische Verbindungen. An der größten Dyade von jedem Schenkel ein kleines Stück abgebrochen.

Fig. 3. Ebenso. Strukturdifferenzen zwischen den beiden Hälften der größten Dyade.

Fig. 4. Ebenso. An der größten Dyade in der Mitte der eine Schenkel zerbrochen. Entstehungsmöglichkeit zweier halbgroßer aus einer großen Dyade.

Fig. 5. Vier Dyaden und eine »Mikrotetrade«. Diese nicht vierwertig, sondern wohl von einer der drei kleineren Dyaden abgebrochen. Selten.

Fig. 6. Fünf Dyaden; zwei von den kleineren wohl durch Zerbrechen einer großen, ursprünglichen Dyade entstanden. Selten.

Fig. 7. u. 8. Ringform der einen großen Dyade. Strukturdifferenzen zwischen den beiden kleinen.

Fig. 9. Erste Rsp. von der Seite.

Fig. 10. Erster Rk. eben abgeschnürt. In ihm wie auch im Ei je zwei lange und zwei kurze einzelne Stäbchen.

Fig. 11. Abnorme zweite Rsp.; kein erster Rk. gebildet. Die Dyaden bis auf eine in ihre Hälften zerlegt.

Fig. 12. Zweite Rsp.; Größen- und Strukturdifferenzen der vier Elemente; vgl. Fig. 8.

Fig. 13. Zweite Rsp. vom Pol gesehen; 2 lange und 2 kurze Chromosomen.

Fig. 14—16. Zweite Rsp. Die Chromosomen liegen regellos durcheinander. Einzelne Stücke abgebrochen.

Fig. 17, 18. Zweite Rsp. vierpolig. Fig. 17 abnorm. Vgl. Fig. 11. Nur eine Dyade in ihre Hälften zerlegt. Ausnahme.

Fig. 19. Abschnürung des II. Rk. Nur zwei kleine Chromatinelemente, wohl Bruchstücke, werden ausgestoßen.

Fig. 20. Ebenso. Ein großes und ein kleines Stäbchen werden abgegeben, zwei ebensolche bleiben im Ei. Normal. Selten. I. Rk. normal.

Fig. 21—23. Vk. Stadien.

Fig. 21. Zwei sehr verschieden große ♀ Vk. Der kleine wohl aus einem Chrs.-Bruchstück entstanden. Darunter der ♂ Vk. Die Rk. lagen oben.

Fig. 22. Sechs weibliche Vk. Sehr chromatinarm und verschieden groß, in jedem ein Nucleolus. Darunter der ♂ Vk.

Fig. 23. Vier ♀ Vk. Der ♂ nicht gezeichnet. Nur ein Rk. gebildet. Vgl. Fig. 11.

Fig. 24—30. I. Fsp.

Fig. 24. Fünf Chrs. Die beiden größten wohl männlich. Das kleinste wohl ein Bruchstück.

Fig. 25. Sieben Chromosomen. Die beiden größten, normal aussehenden wohl wieder ♂. Von den übrigen die beiden größten vielleicht von den kleinen Dyaden stammend. Die anden wohl Bruchstücke.

Fig. 26, 27. Vier normal aussehende Chromosomen. In Fig. 27 noch zwei kleine Chromatinelemente, weitab und tiefer gelegen, machen wohl die Teilung nicht mit.

Fig. 28. Die Vk. eben aufgelöst und die Fsp. eben ausgebildet. Wohl Befruchtung durch Univalens- ♂. Demnach das links allein liegende Chrs. ♂, die drei rechtsgelegenen sehr verschieden großen ♀.

Fig. 29. Drei Chrs. Die beiden oberen normal aussehenden wohl wieder ♂, das untere auffallend dünne ♀.

Fig. 30. Zwei Chrs. Wohl beide ♂. Alles ♀ Chromatin an die Rk. abgegeben.

Fig. 31. Vorbereitung zur I. Rsp. Oben die beiden kleinen Dyaden. In dem unteren Gebilde müssen die beiden großen enthalten sein. Vielleicht bei × × die vier Endpunkte. Konjugationsversuch??

Fig. 32. Ovocyte I. aus einem andern, normalen Weibchen. Die untere Tetrade aus zwei Dyaden von auffallend verschiedener Länge zusammengesetzt.

Tafel XXXIX und XL.

Alle in den Fig. 33—68 dargestellten Eizellen, mit alleiniger Ausnahme von Fig. 36, stammen aus den Eiröhren zweier *Asc. meg. bic.*, die beide ganz die gleichen Verhältnisse zeigen (»Heterochromosomenmaterial«). Fig. 35, 38, 39, 41, 42, 63—65, 67 nach 20 μ dicken Schnitten.

Tafel XXXIX.

Fig. 33—35. Keimbläschen. Die zwei großen Tetraden und die X-Dyade.

Fig. 33. Die X-Dyade frei gelegen. Die beiden Elemente dicht benachbart.

Fig. 34. Die beiden Elemente in geringer Entfernung. Untereinander und mit zwei Stäbchen einer Tetrade achromatisch verbunden. Selten.

Fig. 35. Die beiden X-Elemente als Köpfchen zwei Stäbchen einer Tetrade aufsitzend. Selten.

Fig. 36. Keimbläschen aus dem dritten Wurm, von dem ich keine späteren Stadien besitze. Zwei große Tetraden, und eine kleine, die wohl sicher als X-Tetrade aufzufassen ist. Der einzige einwandfreie Fall.

Fig. 37—39. Erste Rsp. Die X-Dyade frei zwischen oder neben den beiden großen Tetraden.

Fig. 40—42. Telophase der I. Teilung. Verteilung der X-Elemente.

Fig. 40. 1. Rk. und Ooc. II. erhalten je ein X. Der häufigste Fall.

Fig. 41. Beide X-Elemente gehen in den 1. Rk. Seltener.

Fig. 42. Beide X-Elemente bleiben in der Ooc. II. Seltener.

Fig. 43—49. 2. Rsp. Verteilung des oder der X-Elemente.

Fig. 43, 44. 1. Rk. ein X, 2. Rsp. ein X. In Fig. 44 ganz am Rande der Spindel.

Fig. 45, 46. 1. Rk. zwei X, 2. Rsp. kein X. Fig. 46 Polansicht der Spindel.

Fig. 47—49. 1. Rk. kein X, 2. Rsp. zwei X. In Fig. 47 noch beide benachbart. Selten. In Fig. 48 und 49 schon beide getrennt, wohl der ersten Teilung entsprechend. In Fig. 49 beide ganz am Rande der Spindel.

Fig. 50. 2. Rsp. Polansicht. 1. Rk. ein X, 2. Rsp. ein X. Auffallender Größenunterschied zwischen den beiden Stäbchen der rechten Dyade im Ei. Auch zwischen denen der rechten im 1. Rk., wenn auch nicht so deutlich. Beide Dyaden haben wohl zusammen eine Tetrade gebildet, und die beiden X-Elemente dürften ursprünglich einmal mit den beiden kürzeren Stäbchen in Zusammenhang gestanden haben.

Fig. 51. 1. Rk. mit einem X. Ebenfalls Größenunterschied zwischen den Stäbchen der oberen Dyade.

Fig. 52—56. Verteilung der X-Elemente durch die 2. Rsp.

Fig. 52, 53. Telophase der zweiten Teilung. Fig. 52. 1. Rk. ein X, 2. Rk. kein X, Ei ein X.

Fig. 53. 1. Rk. ein X, 2. Rk. ein X, Ei kein X.

Fig. 54. 1. u. 2. Rk. kein X, Ei zwei X. Drei ♀ Vk.-Bläschen. Selten.

Fig. 55. 1. Rk. kein X, 2. Rk. zwei X, ♀ Vk. kein X. Selten.

Fig. 56. 1. Rk. ein X, 2. Rk. ein X, ♀ Vk. kein X.

Tafel XL.

Fig. 57, 58. Abnorme 2. Rsp. Kein 1. Rk. gebildet. In Fig. 57 die beiden X-Elemente noch ungetrennt als Dyade. Selten. In Fig. 58 schon getrennt, wohl der ersten Teilung entsprechend. Relativ häufig.

Fig. 59, 60. 2. Rsp. Seltene Ausnahmefälle mit vier X-Elementen.

Fig. 59. Alle vier X-Elemente in der 2. Rsp. zwei noch eine Dyade bildend, die beiden anderen schon getrennt.

Fig. 60. Die eine X-Dyade im ersten Rk., die andere in der zweiten Rsp. Der normale Fall. Zu beachten die Größenunterschiede zwischen den beiden großen Dyaden der 2. Rsp., auch zwischen denen des 1. Rk., wenn auch weniger deutlich. Die Stäbchen einer Dyade untereinander gleich oder fast gleich lang. Die beiden kürzeren Dyaden haben wohl zusammen eine Tetrade gebildet, und die vier X-Elemente standen ursprünglich einmal mit dieser im Zusammenhang.

Fig. 61, 62. Vk. Stadium. Ein X-Element im reifen Ei, hat ein kleines Extrakernbläschen gebildet.

Fig. 61. 1. Rk. kein X, 2. Rk. ein X, Ei ein X. In der Mitte der männliche Vk.

Fig. 62. 1. Rk. ein X, 2. Rk. kein X, Ei ein X. Der ♂ Vk. in der Mitte.

Fig. 63—66. 1. Fsp. mit einem X-Chromosom.

Fig. 63, 64. Alle acht freien Enden der großen Chromosomen mit deutlicher Anschwellung. Nirgends eine Bruchstelle.

Fig. 64. Das X-Chromosom weit von den übrigen entfernt und ganz außerhalb der Spindelfigur.

Fig. 65. Das eine Chromosom zerbrochen. Unterschied zwischen den Bruchstellen und den Konturen des X-Chrs.

Fig. 66. Sechs große Chrs. und das kleine. Kein 1. Rk. gebildet, daher vier weibl. Chrs.

Fig. 67, 68. I. Fsp., vier große Chrs. und zwei kleine Chrs. Diese stammen beide aus dem Ei, da sie in den Rk. fehlen (Fig. 68). In Fig. 67 liegen sie beide mit in der Äquatorialplatte, in Fig. 68 ziemlich weit davon entfernt.

Fig. 69—71. Diminutionsäquatorialplatten des 4-Zellenstadiums. *Asc. meg. univ.* Fixierung Pikrinessigsäure. Schnitte, 5 μ. Heidh. Haemat.

Fig. 69. 61 Chrs.

Fig. 70. 60 Chrs.

Fig. 71 a u. b. Schwesterzellen. Links 52, rechts 50 Chrs.

Lebenslauf.

Ich, Bruno Walter Geinitz, bin geboren am 16. Juli 1889 zu Rostock in Mecklenburg als Sohn des Professors der Mineralogie an der Universität Rostock, Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. Eugen Geinitz und seiner Frau Mathilde, geb. Thierfelder. Ich bin evangelisch-lutherischer Konfession.

Ich besuchte nach Absolvierung einer dreijährigen Vorschule das Rostocker Gymnasium von Michaelis 1898 bis Michaelis 1907 und verließ es mit dem Zeugnis der Reife.

Von Michaelis 1907 bis Ostern 1911 studierte ich Naturwissenschaften an den Universitäten Rostock und München.

In Rostock besuchte ich Vorlesungen und praktische Kurse bei folgenden Dozenten: Prof. Dr. Ehrhardt Philosophie, Prof. Dr. Falkenberg Botanik, Prof. Dr. Geinitz Geologie und Mineralogie, Prof. Dr. Golther Deutsche Literaturgeschichte, Prof. Dr. Heidweiller Physik, Prof. Dr. Michaelis Chemie, Prof. Dr. Spemann Zoologie, Prof. Dr. Staude Mathematik, Prof. Dr. Stoermer Chemie, Prof. Dr. Will Zoologie, Prof. Dr. Winterstein Physiologie.

In München besuchte ich Vorlesungen und praktische Kurse bei folgenden Dozenten: Prof. Dr. Broili Paläontologie, Prof. Dr. Doflein Zoologie, Prof. Dr. Goebel Botanik, Prof. Dr. Goldschmidt Zoologie, Prof. Dr. Hegi Botanik, Prof. Dr. Maas Zoologie, Prof. Dr. Rothpeltz Geologie, Prof. Dr. Stromer von Reichenbach Paläontologie, Prof. Dr. Voll Kunstgeschichte.

Im Wintersemester 1911 bestand ich in Rostock die Oberlehrerprüfung und gewann die Lehrbefähigung für die erste Stufe in Zoologie, Botanik und in Chemie-Mineralogie, für die zweite Stufe in Mathematik.

Von Dezember 1911 bis März 1912 habe ich zum Zwecke meiner weiteren wissenschaftlichen Ausbildung an der Zoologischen Station in Neapel gearbeitet.

Von April 1912 bis 1913 habe ich mein einjährig-freiwilliges Dienstjahr absolviert, bei dem Großherzogl. Mecklenburgischen Füsilier-Regiment Nr. 90 Kaiser Wilhelm in Rostock und wurde als Unteroffizier d. R. entlassen.

Seit Anfang Mai 1913 bin ich hier in Würzburg im zoologischen Institut unter der Leitung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Theodor Boveri mit meiner Doktorarbeit beschäftigt gewesen. Ich habe hier noch die geologische Vorlesung von Herrn Professor Dr. Beckenkamp gehört und den 2. mikroskopischen Kurs über Fortpflanzung der Pflanzen von Herrn Professor Dr. Kniep.

Die mündliche Prüfung fand am 25. Juli 1914 statt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

1

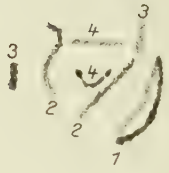
2

3

4

9

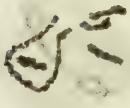
10



11

15

16



17

23

22

24

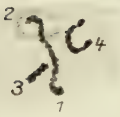
25

5

6

7

8



12

13

14

19

20

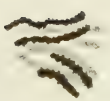
21

28

31

29

30



32

33

34

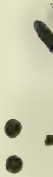
35

36

40

41

42



43

46

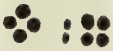
47

48

52

53

5



37

38

39

44

45

49

50

51

55

56

mann in Leipzig.

57

58

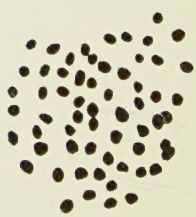
59

60

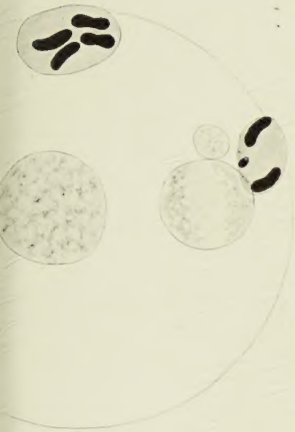
63

65

64



69



61

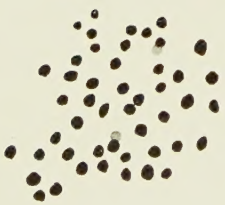
62

67

68

70

71a



71b

mann in Leipzig.